This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

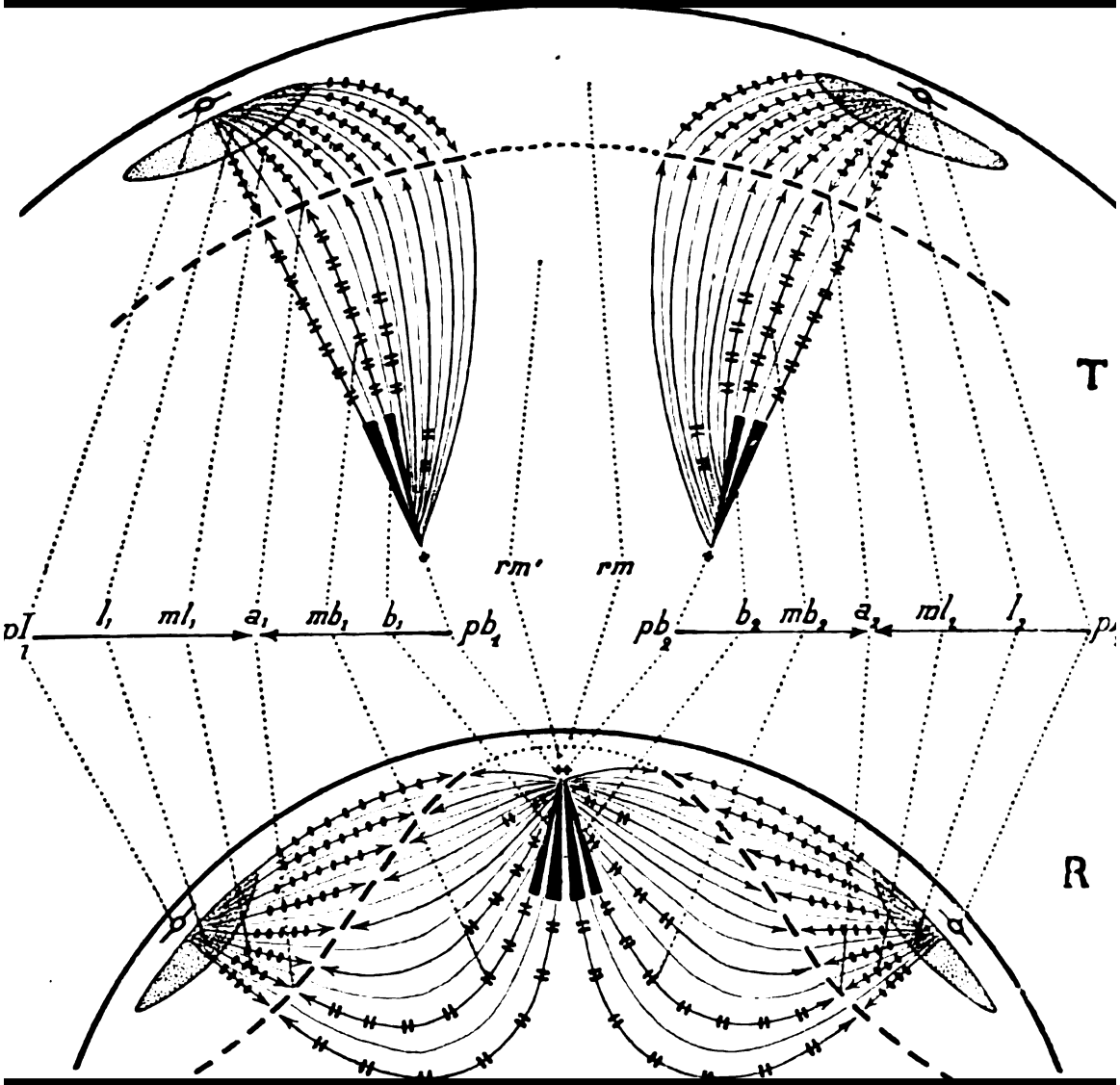
Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`



Revue générale de botanique

Digitized by Google

3 2044 106 413 883

44-R45g v.18
10-6

W. G. FARLOW

44 R45g v.18

Harvard University

VE RI TAS

FARLOW
REFERENCE LIBRARY
OF
CRYPTOGAMIC BOTANY

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

Digitized by Google

Digitized by Google

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-HUITIÈME

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

1, RUE DANTE, 1

1906

Digitized by Google

Digitized by Google

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR LES

MATIÈRES DE RÉSERVES DES ARBRES

(*Deuxième Mémoire*)

par M. LECLERC DU SABLON

Dans un premier travail publié dans cette Revue (1), j'ai étudié les variations que les réserves des racines, des tiges et des feuilles subissent dans le courant d'une année chez les arbres à feuilles caduques. D'une façon générale, j'ai montré que les réserves hydrocarbonées passent par un maximum en automne, au moment de la chute des feuilles, après la période d'assimilation active. Pendant l'hiver, les réserves diminuent un peu ; au printemps, il y a une très forte diminution par suite de la formation de nouveaux rameaux et des nouvelles racines ; enfin, pendant l'été, lorsque la croissance est ralentie ou même arrêtée et que l'assimilation est active, les réserves hydrocarbonées augmentent et atteignent leur maximum en automne. Ces variations sont plus nettes et plus étendues dans la racine que dans la tige ; la racine remplit plus que la tige la fonction d'organe de réserve. Dans les feuilles, les variations des matières hydrocarbonées ne se font pas suivant une loi aussi simple ; d'autre part, les matières grasses y sont beaucoup plus abondantes que dans le reste de la plante et augmentent en général depuis le printemps jusqu'à l'automne ; les matières grasses qui s'accumulent dans la feuille semblent être un déchet de l'assimilation chlorophyllienne.

Dans ce second mémoire, j'étudierai d'abord les arbres à feuilles persistantes lesquels, au point de vue des réserves hydrocarbonées,

(1) Leclerc du Sablon : *Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres*. Premier Mémoire. (Revue générale de Botanique, tome XVI, pp. 341-368 et pp. 386-401).

Digitized by Google

ne se conduisent pas comme les arbres à feuilles caduques. Je rendrai ensuite compte de quelques expériences sur la décortication annulaire des arbres. Les méthodes d'analyses que j'ai employées sont d'ailleurs exactement les mêmes que celles qui ont été décrites dans mon premier travail ; il n'y a donc pas à y revenir.

Depuis la publication de mon premier mémoire, M. Schellenberg (1) a fait paraître le résumé d'un travail d'anatomie sur l'hémicellulose considérée comme matière de réserve. Chez certains arbres tel que le Châtaignier, l'auteur ne trouve pas de réserves cellulosique morphologiquement déterminée ; chez d'autres au contraire tels que la Vigne, il constate que la partie interne de la paroi de certaines fibres se dissout au printemps et joue ainsi de rôle d'une réserve utilisée pour la formation de nouvelles pousses. Ces résultats, obtenus à la suite de nombreuses observations micrographiques, sont conformes aux conclusions de mon premier mémoire. Je pense que la cellulose joue un rôle très important comme matière de réserve dans la tige et dans la racine des arbres. Dans la plupart des cas, et notamment dans le Châtaignier étudié aussi par M. Schellenberg, je n'ai pas remarqué de changement sensible dans l'épaisseur des parois des fibres suivant les saisons. C'est seulement dans le Saule que j'ai observé et signalé la dissolution de la partie interne des parois de certaines fibres, au moment de la reprise de la végétation.

A l'exemple de E. Schulze, M. Schellenberg appelle hémicellulose, la cellulose soluble dans les acides étendus et pouvant servir de matière de réserve. C'est une manière de parler qui n'a aucun inconvénient et qui peut même être commode à la condition de ne pas considérer l'hémicellulose comme une espèce bien définie et nettement distincte de la cellulose proprement dite. Comme le fait si bien remarquer Duclaux (2) dans son traité de Microbiologie, on trouve autant d'hémicelluloses différentes qu'on emploie de concentrations différentes pour le dissolvant. Entre la cellulose soluble dans l'eau et qu'on peut considérer comme un cas limite et la cellulose insoluble dans les acides concentrés, il y a une série continue

(1) H. C. Schellenberg : *Ueber Hemicellulosen als. Reservestoffe bei unseren Waldbaümen.* (Berichten des Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. XXIII, p. 36, 1905).

(2) Traité de microbiologie, tome 4, page 420.

Digitized by Google

d'intermédiaires. Les coupures que l'on fait sont donc arbitraires et, pour qu'elles soient précises, il faut indiquer la concentration de l'acide employé; c'est d'ailleurs ce que j'ai fait au commencement de mon premier mémoire. Comme le dit également Duclaux, on ne peut définir une cellulose par un réactif colorant, l'action de ces réactifs dépendant surtout de la présence d'un mordant. Personne ne songe à contester l'importance des réactifs colorants pour les recherches d'anatomie, mais ils sont insuffisants pour les recherches de physiologie chimique.

Je ferai remarquer de plus que la cellulose peut jouer le rôle de réserve sans constituer, comme dans la Vigne où le Saule, une formation morphologiquement définie. Dans ces deux exemples, le rôle de réserve peut être mis en évidence par l'examen microscopique des fibres aux diverses saisons. Mais lorsque l'épaisseur des fibres reste constante, il ne s'en suit pas pour cela que leurs parois ne renferment pas de la cellulose de réserve. La membrane cellulaire, homogène en apparence, est en effet formée par la réunion de plusieurs substances et notamment de plusieurs sortes de celluloses plus ou moins attaquables par les acides et aussi sans doute par les sucs digestifs. On conçoit donc très bien qu'au printemps la paroi, sans changer de forme, cède une partie de la cellulose qui l'imprègne. Je ne vois même pas d'autre manière d'expliquer la quantité considérable de matières amylacées que l'analyse montre dans des tiges ou l'examen microscopique ne révèle pas l'existence de grains d'amidon.

Les auteurs tels que A. Fischer, Mer, d'Arbaumont, qui ont étudié les variations de l'amidon, ont constaté que dans la plupart des cas, l'amidon disparaît à la fin de l'automne pour reparaître au printemps. A. Fischer (1) explique ces changements en supposant que l'amidon passe pendant l'hiver à l'état de glucose ou de matière grasse, mais il ne fait pas d'analyse quantitative. Les dosages que j'ai faits montrent, mais dans certains cas seulement, une augmentation du sucre en hiver, ce qui est conforme à la manière de voir de A. Fischer; mais dans tous les cas, l'augmentation du sucre me paraît insuffisante pour compenser la diminution de l'amidon; il en est de même des matières grasses dont les variations sont faibles.

(1) A. Fischer : *Beiträge für Physiologie der Holzgewächse* (Jahrbücher für wiss. Botanik. Bd. 22 p. 73, 1891).

Digitized by Google

Les choses deviennent au contraire plus claires si on suppose que l'amidon qui disparaît en hiver passe à l'état de cellulose de réserve qui imprègne les parois cellulaires. Au printemps, cette cellulose reviendrait, au moins en partie, à l'état d'amidon. La matière hydrocarbonée existerait donc suivant les saisons, tantôt à l'état d'amidon, tantôt à l'état de cellulose ou d'un composé analogue imprégnant les membranes. J'ai d'ailleurs observé, notamment dans le Saule et le Chêne vert que, lorsque l'amidon est peu abondant, les parois de certaines fibres se colorent plus ou moins en jaune par l'iode, ce qui semblerait indiquer la présence dans ces parois d'un composé analogue à l'amylodextrine.

Chêne vert (tableaux 1 et 2, fig. 1). — Le Chêne vert *(Quercus Ilex)*, peut être pris comme type des arbres à feuilles persistantes. Chez les individus que j'ai étudiés, il n'y a eu qu'une seule période de végétation active, au printemps, il ne s'est pas formé de nouveaux rameaux à la fin de l'été, comme cela arrive quelquefois.

Les tableaux 1 et 2 renferment les dosages des réserves hydrocarbonées de la racine et de la tige. Les nombres donnés expriment les quantités de matière dosée rapportées à 100 parties de matière desséchée à 90°. La première colonne concerne l'ensemble des sucres réducteurs et non réducteurs, la seconde les matières amylacées solubles dans l'eau après un séjour de deux heures dans l'autoclave à 115°, et la troisième les matières amylacées insolubles dans l'eau et transformables en glucose par une ébullition de une heure dans de l'acide chlorhydrique à 10 °/o. Les courbes de la figure 1 sont la traduction graphique des tableaux 1 et 2.

Tableau 1 (Racine)

		Matières amylacées		
	Sucres	solubles	insolubles	Total
21 janvier.....	3.8	9.8	17.8	31,4
15 mars.....	1.3	10.0	22.1	33,4
5 mai.....	1.3	7.1	31.5	39,9
24 juin.....	1.7	13.2	14.9	29,8
16 août.....	1.9	1.6	12.0	15,5
4 octobre.....	2.2	4.4	16.0	22,6
25 novembre ..	2.8	3.2	17.0	23,0
16 janvier.....	2.5	7.0	20.4	29,9

Digitized by Google

Tableau 2 (Tige)

21 janvier	4.0	2.2	15.4	21,6
15 mars.....	2.7	2.7	17.0	22,4
5 mai	1.1	3.2	19.0	23,3
24 juin	1.4	3.5	14.3	19,2
16 août.....	1.1	2.1	14.9	18,1
4 octobre. ...	1.4	1.3	15.7	18,4
25 novembre...	1.6	2.2	15.1	18,9
16 janvier	2.8	1.3	14.6	18,7

Comme chez les arbres à feuilles caduques que j'ai étudiés, la quantité de sucre est toujours très faible et les variations sont peu

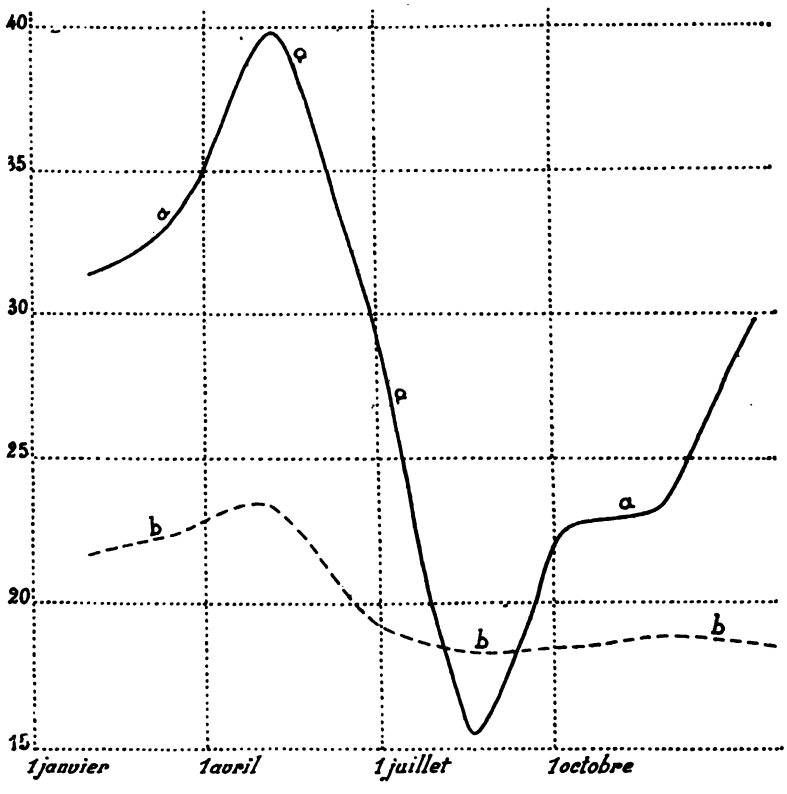


Fig. 1. — Courbes représentant les variations des réserves hydrocarbonées dans le Chêne vert : *a*, racine ; *b*, tige.

importantes. Les matières amylacées, au contraire, sont abondantes. Considérons d'abord la racine et voyons comment varie l'ensemble

Digitized by Google

des réserves hydrocarbonées dans le courant de l'année. Du mois de janvier au mois de mai, les réserves augmentent, puis diminuent très rapidement de mai en août et augmentent ensuite de nouveau jusqu'en janvier. Il y a donc un maximum en mai et un minimum en août. La proportion relative des matières amylacées solubles et insolubles est très variable ; les variations de cette proportion n'ont d'ailleurs pas un grand intérêt puisque ces deux catégories de substances ne peuvent être distinguées d'une façon nette ni au point de vue physiologique ni au point de vue chimique. C'est l'ensemble des réserves qu'il importe de considérer.

Les variations des réserves dans la tige s'effectuent dans le même sens que pour la racine, mais sont bien moins étendues ; il y a un maximum au mois de mai et un minimum au mois d'août. Mais la différence entre le maximum et le minimum n'est que de 5,2 °/₀, tandis qu'elle est de 24,4 °/₀ pour la racine.

Si l'on compare les courbes de la figure 1 à celles obtenues pour un arbre à feuilles caduques, le Châtaignier par exemple, on est frappé de certaines différences ; le minimum du Chêne vert est un peu plus tard, en août au lieu de mai, et le maximum plus tard, en mai au lieu d'octobre. Il est facile de se rendre compte de la cause de ces différences.

Considérons, en effet, le Châtaignier et le Chêne vert en automne : les tiges et les racines renferment, dans les deux cas, une certaine quantité de réserves. Mais, dans le Châtaignier, l'assimilation cesse par suite de la chute des feuilles, il est donc naturel que les réserves passent alors par un maximum. Dans le Chêne vert, au contraire, l'assimilation a lieu pendant tout l'hiver ; elle est moindre certainement que pendant l'été, mais la dépense est aussi réduite au minimum. Il n'y a pas, en effet, formation de nouvelles pousses et, d'autre part, on sait que l'intensité de la respiration diminue beaucoup plus sous l'action du froid que l'intensité de l'assimilation. On conçoit donc que les réserves augmentent pendant tout l'hiver et atteignent leur maximum au moment où les jeunes pousses vont se former. Il se produit alors une brusque diminution comme dans le Châtaignier. Le minimum est un peu plus tard pour le Chêne vert ; ce n'est qu'au mois d'août que la formation de réserves l'emporte sur la consommation.

Ce retard dans le minimum des réserves se retrouve plus on

Digitized by Google

moins dans les autres arbres à feuilles persistantes et se rattache à une cause plus générale. En effet, du mois d'avril au mois d'août, l'arbre, d'une part dépense des réserves pour former de nouveaux organes, d'autre part assimile par les feuilles. Le minimum est atteint lorsque la dépense qui est d'abord plus grande devient, en diminuant, égale à l'assimilation. Mais on sait que, chez les arbres à feuilles persistantes, l'assimilation, pendant un temps donné, est moins intense ; on conçoit donc que le minimum ait lieu plus tard que chez les feuilles caduques.

Pin d'Autriche (tableaux 3 et 4, fig. 2). — Le Pin d'Autriche a aussi des feuilles persistantes, et les tiges donnent une seule pousse par an, au printemps. Les tableaux 3 et 4 montrent la composition des tiges et des racines aux diverses époques de l'année ; les courbes de la figure 2 sont la traduction graphique de ces tableaux.

Tableau 3 (Racine)

		Matières amylacées		
	Sucres	solubles	insolubles	Total
25 janvier	3.1	8.0	13.6	24,7
15 mars	2.0	9.2	15 4	26,6
5 mai	4 0	7.0	17.4	28,4
24 juin	2.0	3.0	12.0	17,0
16 août	2.8	1.8	14.3	18,9
4 octobre	2.5	4.6	14 8	21.9
16 janvier	2.7	4.1	13.9	20,7

Tableau 4 (Tige)

25 janvier	4.2	3.8	12.4	20,4
15 mars	2 3	4.2	14.5	21,0
5 mai	3.2	3.0	16.7	22,9
24 juin	2.0	4.1	12.2	18,3
16 août	2.1	3.3	14.1	19,5
4 octobre	2.5	2.0	17.0	21,5
16 janvier	2.5	2.2	14.6	19 3

On voit que la marche générale des variations est la même que pour le Chêne vert ; le maximum des réserves, aussi bien dans la racine que dans la tige est atteint au commencement du printemps. Puis, la formation des jeunes pousses, en mai et juin, correspond à une brusque diminution de matières amylacées qui augmentent ensuite peu à peu. En janvier 1905, les réserves sont moins abon-

Digitized by Google

dantes qu'en janvier 1904. J'ai retrouvé le même fait chez d'autres espèces d'arbres et je l'attribue aux conditions climatériques de l'hiver 1904-1905 qui a été très sec.

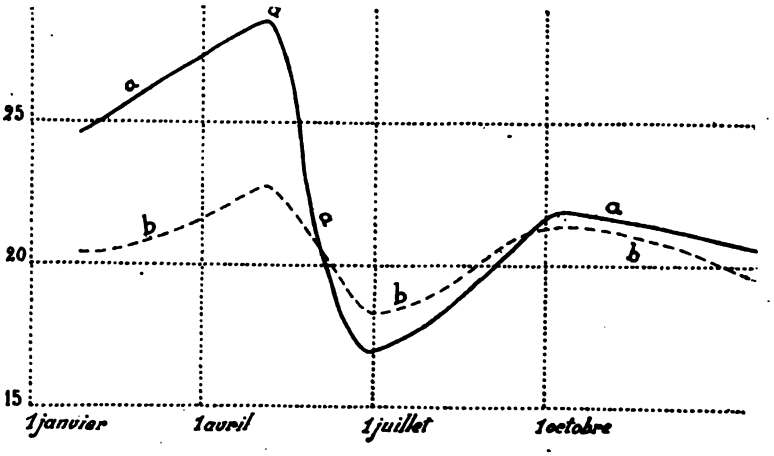


Fig. 2. — Courbes représentant les variations des réserves hydrocarbonées dans le Pin d'Autriche : *a*, racine ; *b*, tige.

En somme, on peut dire que, pour le Pin d'Autriche comme pour le Chêne vert, le maximum des réserves hydrocarbonées a lieu au commencement du printemps, avant la formation des jeunes pousses, et le minimum à la fin du printemps, quand les jeunes pousses ont cessé de s'accroître. Les réserves accumulées pendant l'été, l'automne et l'hiver, sont ainsi employées en peu de temps à la formation des nouvelles pousses.

Mélèze (tableaux 5 et 6, fig. 3). — On sait que les Conifères sont des arbres relativement pauvres en amidon. Nous venons de voir par l'exemple du Pin d'Autriche que, dans les espèces à feuilles persistantes, les réserves varient de la même manière que chez les Angiospermes. Le Mélèze (*Larix europæa*) va nous montrer comment les choses se passent dans les espèces à feuilles caduques. Il est bon d'abord de rappeler le mode de végétation du Mélèze.

Au printemps, on distingue deux sortes de bourgeons : les uns situés à l'extrémité des principales branches sont destinés à donner

Digitized by Google

des pousses plus ou moins longues qui portent des feuilles espacées, les autres, beaucoup plus nombreux donnent une rosette de feuilles très serrées les unes contre les autres et portées sur un axe très court ; on sait que ces rameaux dont la fonction est uniquement de porter des feuilles, s'accroissent à peine et peuvent végéter pendant plusieurs années sans dépasser une longueur de 2 ou 3 millimètres. Il résulte de cette disposition que dès que les bourgeons sont ouverts, c'est-à-dire au mois d'avril, l'arbre porte presque toutes les feuilles qu'il doit acquérir pendant l'année ; plus tard, il ne se forme plus que très peu de feuilles, car, même sur les pousses qui s'allongent, la plupart des feuilles existaient déjà, serrés les unes contre les autres, au moment de l'éclosion du bourgeon. L'assimilation du carbone pourra donc atteindre son maximum d'intensité beaucoup plus tôt que chez les autres arbres. Nous allons voir l'influence de ce mode particulier de développement sur la marche de la variation des réserves.

Les tableaux 5 et 6 ainsi que les courbes de la figure 3 représentent les variations des réserves hydrocarbonées du Mélèze pendant une année.

Tableau 5 (Racine)

		Matières amylacées		
	Sucres	solubles	insolubles	Total
16 janvier	3.4	2.0	11.2	16,6
17 février	3.9	1.8	10.0	15,7
1 avril.....	2.5	0.9	11.0	14,4
11 mai	2.0	5.4	13.4	20,8
24 juin	4.3	6.5	10.6	21,4
16 août.....	3.2	4.7	12.2	20,1
4 octobre	3.0	2.9	15.1	21,0
25 novembre ..	4.3	2.4	12.2	18,9

Tableau 6 (Tige)

16 janvier	3.6	2.7	10.2	16,5
17 février.....	3.2	2.0	10.5	15,7
1 avril..... .	1.8	0.9	10.7	13,4
11 mai	1.8	3.1	12.9	17,8
24 juin	2.7	5.7	10.4	18,8
16 août.....	2.3	3.5	13.0	18,8
4 octobre.....	1.8	2.4	14.6	18,8
25 novembre ..	2.7	1.7	12.2	16,6

D'une façon générale, les variations sont inverses de celles du Pin d'Autriche : le minimum est en avril et le maximum de juin

Digitized by Google

en octobre. Voyons comment on peut s'expliquer ces différences. Au commencement de l'hiver, en janvier, la proportion de réserves est assez faible et diminue jusqu'au moment de l'éclosion des bourgeons. On devait s'y attendre, puisque, pendant l'hiver, il n'y a pas d'assimilation et qu'il y a toujours une certaine dépense

Fig. 3. — Courbes représentant les variations des réserves hydrocarbonées dans le Mélèze : *a*, racine ; *b*, tige.

résultant de la respiration. Il est possible aussi qu'une partie des réserves amylacées se transforme en cellulose inattaquable par les acides. Quoiqu'il en soit, au commencement d'avril, la proportion de réserve est extrêmement faible.

Mais, dès que les feuilles se sont développées, les réserves augmentent très rapidement. Cette augmentation qui suppose une assimilation très énergique s'explique par le fait que presque toutes les feuilles de l'arbre se développent dès le mois d'avril ; il y a à ce moment une formation de composés hydrocarbonés suffisante, non seulement pour fournir les matériaux nécessaires aux jeunes pousses, mais encore pour augmenter très rapidement la réserve dosable. A partir du mois de juin jusqu'à la chute des feuilles, la proportion des réserves change peu ; du mois d'octobre au mois d'avril il y a diminution constante.

Au point de vue qui m'occupe, le Mélèze diffère, non seulement des arbres à feuilles persistantes, mais encore des arbres à feuilles caduques que j'ai étudiés dans mon premier mémoire. Les arbres

Digitized by Google

tels que le Châtaignier renferment, à la fin de l'hiver, dans leurs tiges et leurs racines, une assez grande quantité de réserves qui est employée à la formation de nouvelles pousses ; à ce moment, les réserves diminuent donc beaucoup, passent par un minimum et augmentent ensuite progressivement jusqu'au mois d'octobre.

Dans le Mélèze, au contraire, il y a très peu de réserves au moment de l'éclosion des bourgeons, et dès que ceux-ci sont ouverts, l'assimilation est assez intense pour faire remonter rapidement la courbe des composés hydrocarbonés. Il n'y a donc pas ici de période où l'arbre se développe en consommant les réserves accumulées l'année précédente, ou, du moins, cette période est très courte et limitée à l'ouverture des bourgeons. Le Mélèze est en quelque sorte un arbre qui vit au jour le jour ; ni sa tige, ni sa racine ne jouent nettement le rôle d'organe de réserve.

Fusain du Japon (tableaux 7 et 8, fig. 4). — Le Fusain du Japon (*Evonymus japonicus*), est un arbuste à feuilles persistantes dont la période de végétation active est plus longue et surtout commence bien plus tôt que pour le Chêne vert et le Pin d'Autriche ; dès le commencement du mois de mars, les bourgeons s'ouvrent, au moins sous le climat de Toulouse. Les tableaux 7 et 8 indiquent les variations des réserves hydrocarbonées de la racine et de la tige pendant une année. Les courbes de la figure 4 sont la traduction graphique des tableaux 7 et 8.

Tableau 7 (Racine)

		Matières amylacées		
	Sucres	solubles	insolubles	Total
25 octobre.....	1.1	4.7	14.2	20,0
15 décembre...	1.2	6.6	13.1	20,9
27 janvier.....	2.0	8.4	17.4	27,8
17 mars.....	0.7	10.0	17.8	28,5
30 avril.....	0.6	10.0	16.6	27,2
8 juin.....	0.8	9.6	16.5	26,9
3 août.....	0.5	6.7	14.2	21,4

Tableau 8 (Tige)

25 octobre.....	1.5	3.3	13.7	18,5
15 décembre...	2.6	4.4	12.3	19,3
27 janvier.....	3.4	5.1	12.5	21,0
17 mars.....	2.9	6.4	15.0	24,3
30 avril.....	1.5	6.0	15.2	22,7
8 juin.....	1.5	5.3	12.5	19,3
3 août.....	1.0	3.5	12.5	17,0

Digitized by Google

Aussi bien dans la tige que dans la racine, le maximum des réserves a lieu au mois de mars, au moment où les bourgeons commencent à pousser. Mais ensuite la diminution est moins rapide

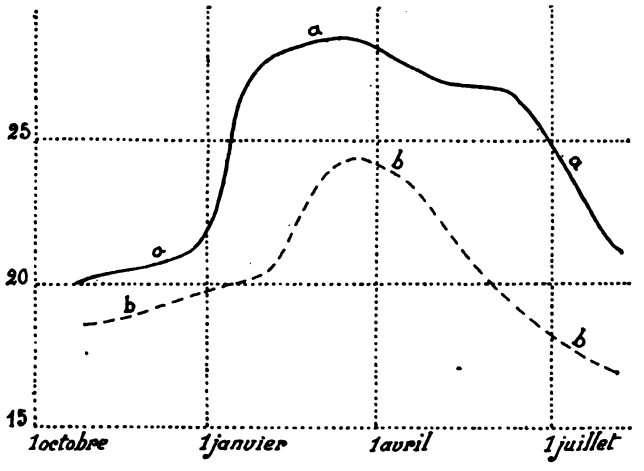


Fig. 4. — Courbes représentant les variations des réserves hydrocarbonées dans le Fusain du Japon : *a*, racine ; *b*, tige.

que dans les exemples précédents et se poursuit jusqu'au mois d'août et c'est alors qu'a lieu le minimum, un peu plus tard que pour les autres arbres ; puis les courbes se relèvent de nouveau jusqu'au mois de mars.

Les arbres que j'ai analysés ont été récoltés d'octobre 1902 à septembre 1903 ; de nouvelles récoltes faites en 1904 et 1905 m'ont donné des courbes un peu différentes, mais présentant encore un maximum en mars et un minimum en août. La marche générale des variations est donc constante, mais on ne doit pas s'étonner si l'on trouve des différences de détails entre des années, qui peuvent être très différentes par les conditions atmosphériques.

Fusain d'Europe (tableau 9 et 10, fig. 5). — Le Fusain d'Europe *(Evonymus europæus)* a des feuilles caduques. En comparant deux arbustes tels que le Fusain du Japon et le Fusain d'Europe, très voisins l'un de l'autre et différant principalement par la durée des feuilles, on verra d'une façon claire l'influence de cette durée sur les variations des réserves. Les tableaux 9 et 10 et les courbes de

Digitized by Google

la figures 5 indiquent les variations des réserves pendant le courant d'une année.

Tableau 9 (Racine)

	Sucres	Matières amylacées solubles	Matières amylacées insolubles	Total
25 juillet	1.0	5.4	16.6	23.0
6 septembre ..	1.3	6.3	16.3	23,9
25 octobre	1.8	7.0	19.2	28,0
15 décembre...	2.0	7.8	15.1	24,9
27 janvier	2.8	5.1	13.1	21,0
17 mars	1.7	6.5	13.7	21,9
30 avril.....	1.6	5.4	14.3	21,3
8 juin	1.4	5.7	15.9	23,0

Tableau 10 (Tige)

25 juillet.....	2.1	4.1	13.5	19,7
6 septembre ..	2.0	4.5	14.0	20,5
25 octobre	2.1	3.9	15.5	21,5
15 décembre...	2.0	3.3	15.6	20,9
27 janvier	2.4	2.9	14.2	19,5
17 mars	2.5	2.7	14.4	19,6
30 avril	3.0	4.3	12.7	20,0
8 juin	1.9	4.5	13.0	19.4

On voit que, pour la tige, les variations sont très faibles ; mais, pour la racine, il y a un maximum très net à la fin d'octobre quand les feuilles commencent à tomber. Ce maximum est comparable à

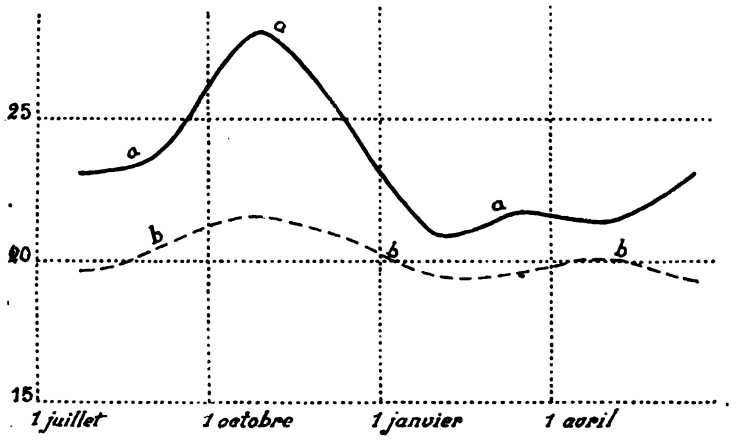


Fig. 5. — Courbes représentant les variations des réserves hydrocarbonées dans le Fusain d'Europe : *a*, racine ; *b*, tige.

Digitized by Google

celui qui existe chez la plupart des arbres à feuilles caduques. Pendant l'hiver, les réserves diminuent rapidement et atteignent leur minimum au moment de l'éclosion des bourgeons qui, à Toulouse, a lieu dès le mois de février; à ce point de vue, les choses se passent donc dans le Fusain d'Europe comme dans le Mélèze. Mais tandis que dans le Mélèze les réserves augmentent très rapidement dès que les bourgeons sont ouverts, dans le Fusain d'Europe l'augmentation est très lente. Dans le Fusain, en effet, les feuilles ne se développent que successivement et non simultanément, presque toutes à la fois, comme dans le Mélèze.

Le Fusain d'Europe présente donc un maximum des réserves en octobre, comme la plupart des arbres à feuilles caduques ; mais, comme dans le Mélèze, les réserves diminuent beaucoup pendant la période où il n'y a pas de feuilles et passent par un minimum au moment de l'éclosion des bourgeons; cette diminution des réserves en hiver peut être attribuée à la respiration et aussi à la transformation de réserves en cellulose insoluble. Ensuite, les réserves augmentent, mais lentement. Le Fusain d'Europe est donc un arbre qui, comme le Mélèze, ne fait pas une grande consommation de réserves au moment du développement des jeunes pousses. Il semble que les nouveaux rameaux se forment en utilisant les matières qui sont assimilées au moment même par les parties vertes.

Réserves hydrocarbonées des feuilles. — Comme je l'ai déjà fait remarquer dans mon premier mémoire, les réserves de la feuille ont beaucoup moins d'intérêt que celles de la tige ou de la racine. La feuille est, en effet, plutôt le laboratoire où se forment les réserves que l'organe où elles s'accumulent. On sait d'ailleurs que les matières hydrocarbonées des feuilles subissent des variations assez fortes, même dans le courant d'une journée, autant au point de vue de leur nature que de leur quantité. Pour éviter cette cause de variations, les feuilles que j'ai analysées ont toujours été cueillies vers le milieu de la journée.

Les tableaux 11, 12 et 13 représentent les variations des réserves hydrocarbonées dans les feuilles du Chêne vert, du Pin d'Autriche et du Fusain du Japon.

Digitized by Google

Tableau 11 (Chêne vert)

	Sucres	Matières amylacées solubles	Matières amylacées insolubles	Total
25 janvier	5.4	1.8	9.7	16,9
15 mars	5.6	2.1	11.3	19,0
5 mai	2.8	1.6	12 0	16,4
24 juin	3 6	2.7	10.4	16,7
16 août.....	1.7	2.0	9.8	13,5
4 octobre.....	2.7	1.7	10.8	15,2
25 novembre...	3.8	1.5	10.9	16,2
16 janvier	5.1	2.0	9.0	16,1

Tableau 12 (Pin d'Autriche)

	Sucres	Matières amylacées solubles	Matières amylacées insolubles	Total
25 janvier.....	5.8	2.2	9.3	17,3
15 mars... ...	4.3	2.3	10.3	16,9
5 mai	3.4	3.1	10.0	16,5
24 juin.....	3.7	2.2	9.4	15,3
16 août.....	3.7	2.6	9.0	15,3
4 octobre.. ..	3.8	2.3	9.0	15,1
25 novembre ..	6.0	1.7	9.0	16,7
16 janvier	5 4	1.9	9.0	16,3

Tableau 13 (Fusain du Japon)

	Sucres	Matières amylacées solubles	Matières amylacées insolubles	Total
25 octobre.....	2.9	7.3	9.4	19,6
15 décembre...	2.6	6.6	8.2	17,4
27 janvier	3.5	6.1	7.3	16,9
17 mars	4.6	8.6	12.6	25,8
30 avril	3.7	7.0	12.3	23,0
8 juin	2.9	6.5	11.7	21,1
3 août.....	1.8	7.7	10.4	19,9
21 septembre ..	1.7	4.8	12.5	19,0

Ces tableaux donnent lieu aux mêmes remarques que pour les feuilles caduques. Les réserves sont en général moins abondantes que dans les tiges et les racines, mais la proportion de sucre y est plus considérable. On sait, en effet, que les sucres et surtout le saccharose sont un des premiers produits de l'assimilation du carbone. Pour le Chêne et le Pin, les variations sont assez faibles, le maximum est en hiver et le minimum en été. Pour le Fusain, les variations sont plus étendues avec un maximum très net à la fin de l'hiver, en même temps que le maximum de la tige et de la racine.

Digitized by Google

Les arbres à feuilles persistantes portent en même temps des feuilles formées pendant deux ou trois printemps successifs. J'ai recherché si, à un moment donné, les feuilles de génération différente avaient la même composition.

Pour le Chêne vert, et le 24 juin, les feuilles de l'année renfermaient 15,7 °/₀ de réserves hydrocarbonées et les feuilles de l'année précédente 16,7 °/₀ ; le 16 août, les feuilles de l'année renfermaient 13,7 °/₀ de réserves et les feuilles de l'année précédente 13,5 °/₀ ; le 4 octobre, les feuilles de l'année renfermaient 15,9 °/₀ de réserves et les feuilles de l'année précédente 15,2 °/₀.

On voit que les différences sont très faibles ; d'ailleurs, j'ai vérifié que la proportion relative du sucre change à peine ; il n'est donc pas nécessaire, au point de vue qui nous occupe, de distinguer les feuilles de générations différentes. J'ai fait la même constatation pour le Pin d'Autriche ; le 25 novembre, les feuilles de l'année renfermaient 17 °/₀ de réserves hydrocarbonées, celles de l'année précédente 16,7 °/₀ et celles encore plus âgées d'un an 16,1 °/₀.

Matières grasses et résineuses. — Dans la plupart des exemples que j'ai étudiés, la tige et la racine renferment très peu de matières solubles dans l'éther ; la feuille, au contraire, en renferme davantage et c'est là seulement que j'ai dosé ces matières. Dans le Pin cependant où, comme on sait, les matières résineuses sont abondantes, j'ai traité par l'éther les tiges et les racines aussi bien que les feuilles ; le tableau 14 donne le résultat de ces dosages. On voit qu'il y a un minimum en juin, mais les variations sont peu considérables.

Tableau 14

	Racine	Tige	Feuille
25 janvier	4.2	9.0	8.5
15 mars	3.9	10.1	7.2
5 mai	4.1	8.7	7.5
24 juin	2.9	7.2	7.0
16 août	3.2	8.0	6.2
4 octobre	4.0	9.0	8.5
16 janvier	3 7	8.0	7.5

Les nombres donnés pour les feuilles se rapportent à un mélange de jeunes et de vieilles feuilles à peu près dans la proportion où elles

Digitized by Google

se trouvent sur l'ensemble des tiges; mais en étudiant isolément les feuilles de diverses générations, on trouve des différences quelquefois sensibles. Ainsi, le 25 novembre, les feuilles de l'année ainsi que celles de l'année précédente renfermaient 8,2 °/₀ de matières résineuses, les feuilles de 3 ans en renfermaient 10,1 °/₀; le 16 janvier, les feuilles d'un an renfermaient 6,7 °/₀ de matières résineuses et les feuilles de 3 ans 9,1 °/₀. Il ressort de ces nombres que, d'une façon générale, les feuilles âgées renferment plus de matières solubles dans l'éther que les feuilles jeunes.

Les feuilles du Chêne vert renferment beaucoup moins de matières solubles dans l'éther que celles du Pin. En prenant l'ensemble des feuilles d'un arbre, sans tenir compte de leur âge, on trouve des nombres compris entre 2 °/₀ et 3,7 °/₀. Comme pour les autres arbres, on peut constater que les feuilles jeunes renferment moins de matières solubles dans l'éther que les vieilles. Ainsi, le 24 juin, on trouve 1,6 °/₀ de matières grasses dans les jeunes feuilles et 2,4 dans les vieilles; le 16 août, 1,8 °/₀ dans les jeunes et 3,6 dans les vieilles; le 4 octobre, 2,2 °/₀ dans les jeunes et 3,7 dans les vieilles.

Les feuilles du Fusain du Japon ne restent guère que 18 mois sur l'arbre; celles qui sont poussées au printemps d'une année tombent à l'automne de l'année suivante. Dans les exemples que j'ai étudiés, la proportion des matières solubles dans l'éther varie de 2,6 °/₀ à 3 °/₀; mais à l'inverse de ce qui se passe dans les autres arbres, se sont les jeunes feuilles qui en renferment le plus; la différence n'est d'ailleurs jamais bien grande. Le 20 mars, j'ai trouvé 4,3 °/₀ de matières grasses dans les jeunes feuilles et 3,8 °/₀ dans les vieilles; le 29 juillet, 3,0 °/₀ aussi bien dans les jeunes que dans les vieilles; le 25 octobre, 3,5 °/₀ dans les jeunes et 2,6 °/₀ dans les vieilles, qui commençaient à jaunir. En somme, on peut dire que dans le Fusain du Japon la proportion des matières solubles dans l'éther varie très peu dans la feuille adulte.

Matières azotées. — Comme dans l'étude des arbres à feuilles caduques, M. Dop m'a prêté son concours pour le dosage de l'azote par la chaux iodée. Le tableau 15 donne la proportion d'azote dans la racine, la tige et la feuille du Chêne vert. Les variations ont lieu dans le même sens que pour les arbres à feuilles caduques. Dans la

Digitized by Google

racine et la tige, il y a un minimum en été et un maximum en hiver. L'azote a été dosé dans l'ensemble des feuilles, sans tenir compte de leur âge. En étudiant à part, au printemps, les jeunes feuilles qui viennent de pousser, on y trouve une quantité d'azote plus grande que dans l'ensemble des feuilles, 1,40 °/₀ au lieu de 1,12 °/₀.

Tableau 15

	Racine	Tige	Feuille
25 janvier	0.56	0.89	1.26
15 mars	0.49	0.84	1.19
5 mai	0.42	0.77	1.12
26 juin	0.36	0.56	1.12
16 août	0.36	0.35	0.92
4 octobre	0.46	0.42	1.26
25 novembre	0.53	0.54	1.33
16 janvier	0 61	0 84	

Le tableau 16 montre que dans la racine, la tige et la feuille du Fusain, les variations de l'azote sont peu importantes. Mais, si au

Tableau 16

	Racine	Tige	Feuille
6 septembre	0.62	0.70	0.84
25 octobre	0.63	0.77	0.77
12 décembre	0.68	0.64	0.80
27 janvier	0.63	0.63	0.98
17 mars	0.84	0.63	0.91
30 avril	0.60	0.63	0.91
8 juin	0.45	0.56	0.82
3 août	0.52	0.49	0.79

lieu d'étudier l'ensemble des feuilles à un moment donné, on considère les feuilles à leurs différents âges, depuis le printemps où elles se forment, jusqu'à l'automne de l'année suivante où elles tombent, on trouve des variations assez grandes dans la proportion d'azote. Le tableau 17 montre que, d'une façon générale, la proportion d'azote diminue à mesure que la feuille vieillit.

Tableau 17

	Feuille
20 mars	1.80
3 mai	1.26
29 juillet	0.88
6 septembre	1.12
25 octobre	0.98
20 décembre	1.12

Digitized by Google

27 janvier.	1.05
20 mars.....	0.98
3 mai.....	0.84
29 juillet	0 71
6 septembre.....	0.63
5 octobre.....	0.42

En somme, dans la tige et dans la racine, l'azote diminue au printemps, pendant que de nouvelles feuilles poussent, passe par un minimum en été, puis augmente jusqu'en hiver ; les feuilles renferment d'autant plus d'azote qu'elles sont plus jeunes. On peut supposer qu'au printemps l'azote émigre des racines et des tiges vers les feuilles qui se forment, et ainsi s'explique la diminution d'azote au printemps dans les tiges et les racines; puis, lorsque les nouvelles pousses ont cessé de se former, l'assimilation de l'azote continue, les racines l'empruntent au sol sous forme de nitrate, les feuilles font la synthèse des matières albuminoïdes qui se répandent dans toute la plante ; comme d'ailleurs le nombre des feuilles n'augmente plus, la plus grande quantité de l'azote se fixe dans les tiges et les racines ; de là l'augmentation de l'azote à la fin de l'été et en automne.

Eau. — Le tableau 18 et les courbes de la figure 6 indiquent les variations de la proportion d'eau dans les racines et les tiges du Chêne vert.

Tableau 18

	Racine	Tige
25 janvier.....	83	82
15 mars.....	64	71
5 mai.....	85	85
24 juin..	98	101
16 août.. . ..	122	102
4 octobre	118	93
25 novembre . ..	121	79
16 janvier	73	68

Le minimum de l'eau est en hiver et au commencement du printemps, lorsque les réserves sont très abondantes; puis, au moment de la formation des nouveaux bourgeons et de la digestion des réserves, la proportion d'eau augmente. Dans la tige, l'eau diminue quand la période de végétation active cesse. Dans la racine, le maximum de l'eau persiste pendant tout l'automne.

Digitized by Google

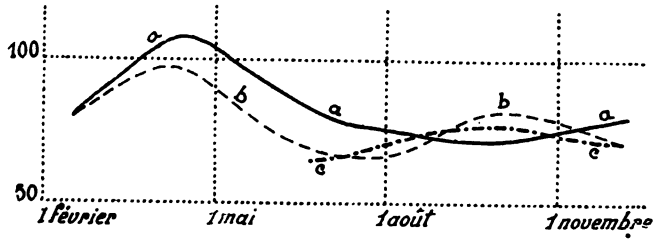


Fig. 6. — Courbes représentant les variations de l'eau dans le Chêne vert : *a*, racine ; *b*, tige.

Le tableau 19 et les courbes de la figure 7 indiquent les variations de l'eau dans les racines et les tiges du Pin d'Autriche.

Tableau 19

	Racine	Tige
25 janvier.....	93	121
15 mars.....	88	109
5 mai..... .	130	147
24 juin.....	126	141
16 août.....	115	124
4 octobre	115	116
25 novembre	93	103
16 janvier.... ..	96	94

La proportion d'eau, relativement faible en hiver, augmente rapidement au moment du départ de la végétation, puis diminue

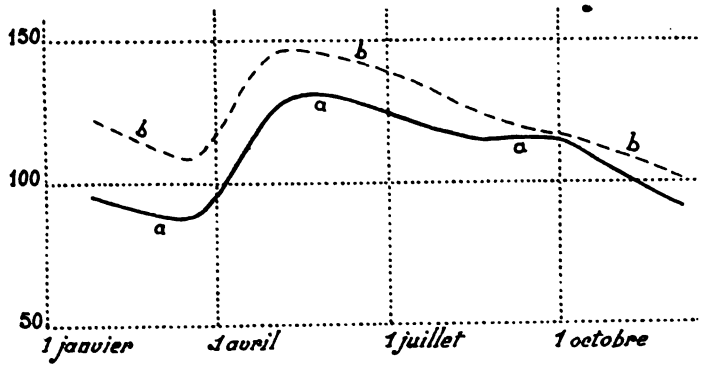


Fig. 7. — Courbes représentant les variations de l'eau dans le Pin d'Autriche : *a*, racine ; *b*, tige.

Digitized by Google

ensuite peu à peu à partir du mois de juin. La tige renferme presque toujours plus d'eau que la racine.

En somme, chez les arbres à feuilles vivaces comme chez ceux à feuilles caduques, la reprise de la végétation au printemps est marquée par une grande augmentation de la proportion d'eau. En général le minimum de l'eau correspond au maximum des réserves hydrocarbonées, en automne ou en hiver. Dans tous les cas, la proportion d'eau dépend plus de l'état du développement que du degré d'humidité du sol.

(*A suivre*).

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*suite*).

Chapitre II. — Etude du point végétatif

I. — Remarque préliminaire

La figure 14 représente le point végétatif d'un Chèvrefeuille des jardins, vu obliquement de haut et examiné à la loupe. Il forme une sorte de tronc de cône, dont le plateau supérieur porterait un renflement central semblable à une calotte sphérique. Ce renflement est le point végétatif proprement dit. A droite et à gauche, on voit deux bourrelets peu marqués (*b* et *b'*) qui sont les ébauches des deux premières feuilles.

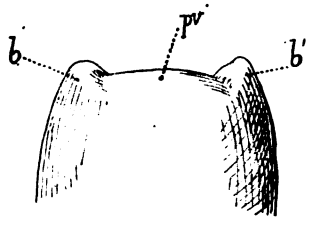


Fig. 14. — *Lonicera Caprifolium.* Extrémité de la plante. — *pv*, point végétatif ; *b*, *b'*, premiers bourrelets foliaires.

Si, dans ce sommet végétatif en forme de tronc de cône, nous pratiquons une coupe longitudinale médiane, cette coupe passera par l'axe de symétrie de la figure, ainsi que par le sommet des bourrelets foliaires et de la calotte centrale. Elle contiendra le plan de symétrie de chacune des deux premières feuilles et présentera dans son contour, la forme approximative d'un trapèze (fig. 1 et 2, Pl. 1 ; fig. 1, Pl. 2.)

C'est au milieu de la base supérieure de ce trapèze que nous devrons chercher les cellules initiales de la plante, tandis que les éléments cellulaires d'où proviennent les bourrelets foliaires *b* et *b'* (fig. 14), seront localisés dans chacun des deux angles supérieurs (*F* et *F'*, Pl. 1).

Digitized by Google

II. — Naissance des feuilles

L'étude que nous venons de faire de la feuille du *Lonicera Caprifolium* à différents âges nous a permis de reconnaître dans les tissus qui la composent des régions distinctes qui présentent constamment entre elles les mêmes rapports. Ce premier point d'anatomie une fois fixé, il nous sera plus facile, et peut-être moins aride, d'étudier le mode de naissance des feuilles dans le bourgeon terminal. Pour cela, nous examinerons successivement plusieurs points végétatifs qui nous montreront la feuille naissante à des degrés de développement de moins en moins avancés. Ces points végétatifs appartenaient à des bourgeons cueillis au début de la belle saison, en pleine période de croissance.

Premier exemple

Le premier exemple dont je vais m'occuper appartient à une série bien réussie dont les coupes ont pu être débarrassées du contenu cellulaire par l'action de l'eau de Javel et colorées à l'hématoxyline. Il est résulté de ce mode opératoire des préparations d'une très grande netteté. Seules les cellules épidermiques ont subi, dans quelques coupes, de légères déformations sans importance (1).

L'une de ces coupes est représentée fig. 1, Pl. 1. Elle est médiane. On y aperçoit sur les côtés, les deux premières ébauches de feuilles F, F', formant deux oreillettes entre lesquelles s'étend le point végétatif proprement dit *S*.

Assises initiales. — Examinons la composition du point végétatif. On y distingue, en partant du sommet, une première assise *1*, qui limite à sa partie supérieure le point végétatif, et n'a partout qu'une épaisseur de cellules. La seconde assise *2* est également simple. La troisième et la quatrième, *3* et *4*, présentent vers la gauche quelques dédoublements ou cloisonnements communs, mais vers la droite elles forment deux assises partout distinctes.

Au-dessous de la quatrième assise, l'assise *5* ne présente pas un caractère aussi net que les deux précédentes. Les éléments qui la

(1) Deux préparations appartenant à cette série ont été photographiées et sont reproduites, à titre de document, dans la planche 2, fig. 2 et 3.

Digitized by Google

composent ne semblent être que des segments inférieurs détachés de l'assise *4* par cloisonnements transversaux. En outre, ils se différencient rapidement en grandes cellules *m*, dans lesquelles nous n'avons pas de peine à reconnaître la moelle.

Les quatre premières assises sont les assises initiales. Les deux premières, 1 et 2, semblent indépendantes; au contraire, les assises 3 et 4 ont des parties communes. Enfin la cinquième n'est pas, à proprement parler, une assise spéciale, mais plutôt une partie de la quatrième, douée d'un mode de différenciation particulier.

Feuille de gauche. — Nous pouvons suivre facilement les deux premières assises initiales depuis les points 1 et 2 jusqu'au sommet de la feuille gauche *F*. Jusque là, elles restent simples toutes les deux.

Si, après avoir franchi le sommet de la feuille, nous les suivons en redescendant sur le côté externe, ou inférieur, de la feuille, nous voyons que la première reste constamment simple. La deuxième, au contraire, à partir du point *c'*, se cloisonne tangentiellement et donne deux séries de segments *ce*, *ci*. Un peu plus bas, en *ci'*, les segments intérieurs se sont encore dédoublés.

En somme, nous retrouvons là des faits de même ordre que ceux dont nous avons déjà parlé plus haut, à propos de l'étude d'une feuille plus développée. Les cellules qui sont en continuité avec l'assise 1 forment l'épiderme de la feuille. Celles qui sont en continuité avec la deuxième assise initiale donnent en *cs* l'écorce foliaire supérieure; en *c*, elles constituent le méristème cortical inférieur. Ce méristème se divise de très bonne heure en deux zones : l'externe *ce* qui, dans la feuille, reste longtemps simple, et l'interne *ci*, *ci'*, qui se dédouble par des cloisonnements centripètes.

Entre les deux parties du repli formé par le méristème cortical, *cs* et *c*, se voient deux files de grandes cellules *v*, *v'*, *v''*, qui, par leur ressemblance, par leurs cloisonnements principaux placés à la même hauteur, semblent provenir d'une cellule primitive unique. Ces cellules, notamment *v* et *v'* s'accroissent en longueur dans le sens de la jeune feuille F, et cet accroissement est dû à un véritable méristème transversal qui a déjà dédoublé chacune des cellules *v*, ainsi que la cellule *v'* à droite. C'est évidemment à l'ac-

Digitized by Google

tion de ce méristème qu'est dû le premier allongement foliaire. Les cellules *v* et *v'* ont ainsi soulevé mécaniquement l'assise corticale et l'assise épidermique. Or, c'est dans ces cellules *v* et *v'* que se développera le méristème vasculaire de la feuille, comme nous l'avons vu plus haut. Nous pouvons donc penser dès à présent que le premier phénomène de la naissance d'une feuille consiste dans ces cloisonnements du méristème vasculaire.

Au-dessous des cellules *v'*, *v'*, sont placées deux autres grandes cellules *v"*, *v"*, qui sont déjà subdivisées. Elles appartiennent à la même formation que les cellules *v*, *v'*, ainsi que l'indique la grande cloison que l'on peut suivre depuis les cellules du sommet de la feuille *v*, jusqu'au point *a*, qui touche à la moelle. A partir du point *a* les cloisonnements de cette région s'orientent tangentiellement et se raccordent avec ceux de la région *v2*, située au-dessous. Dans cette région *v2*, les cellules du méristème vasculaire montrent déjà leur différenciation longitudinale caractéristique.

Enfin à droite de *v"*, sont deux cellules *m*, *m'* par lesquelles se fera le raccordement de la moelle de la feuille avec la moelle centrale.

Avant de quitter cette feuille *F*, il est nécessaire de faire une constatation qui a son importance.

Considérons le point *li* ; il se trouve au sommet d'un angle rentrant formé par deux courbures de l'épiderme. La première courbure va du sommet de la feuille *F*, jusqu'en *li* ; la seconde s'étend depuis *li* jusqu'à l'aisselle de la feuille inférieure. Or cette feuille, située au-desous de F, appartient au troisième verticille ; donc la partie située au-dessous de *li* appartient à la partie latérale du second verticille, puisque les feuilles sont opposées décussées.

Si nous regardons maintenant chacune des régions anatomiques situées au-dessus et au-dessous de *li*, nous pouvons y constater quelques différences appréciables. L'épiderme est simple dans l'une comme dans l'autre, mais la zone corticale externe, qui est simple en *ce*, au-dessus de *li*, se dédouble au-dessous en *ce2*. En outre en *v2*, au-dessous de *li*, le méristème vasculaire se distingue par une certaine épaisseur de cellules allongées. Or certains de ces caractères, notamment ceux qui concernent la zone corticale externe et le méristème vasculaire, disparaissent au niveau de *li*, entre ce point et la cellule marquée *a*.

Digitized by Google

Il y a donc une différence très notable entre la partie supérieure et la partie inférieure de cette coupe, et cette différence est parfois beaucoup plus marquée encore que dans le cas présent. Elle est motivée par la naissance de la feuille *F* au-dessus de *li*. Mais l'ensemble des cellules situées entre *li* et le sommet *F* forme un tout, dans lequel nous avons reconnu la structure caractéristique d'une feuille. Je propose donc, pour préciser les idées et faciliter les descriptions, de donner à cet ensemble le nom de *segment foliaire*. Le premier segment foliaire gauche comprendrait donc, d'après cela, toutes les formations nées ou à naître au-dessus d'une ligne de cellules partant de *li*, passant entre *v''* et *a* et aboutissant à l'initiale *5*.

Dans ce segment foliaire il nous sera possible de distinguer plusieurs régions dans le sens de la hauteur. Considérons par exemple le méristème vasculaire : ses cellules *v* sont évidemment appelées à donner le méristème vasculaire du limbe et du pétiole ; ses cellules *v''* donneront le méristème vasculaire de la base du segment, méristème qui restera cohérent avec celui des autres segments situés au-dessous de lui, et s'y reliera par des éléments vasculaires tels que *v2*. La région *v'* reliera la partie appendiculaire *v* à la partie cohérente *v''*.

Feuille de droite. — Dans la feuille de droite *F'*, les éléments sont groupés de la même façon que dans la feuille de gauche, à de légères différences près.

Les cellules du méristème épidermique *é* prolongent celles de l'assise initiale 1, sans aucun dédoublement tangentiel.

Les cellules de la seconde assise initiale sont continuées dans la feuille par les cellules *cs*, qui deviendront l'écorce supérieure. Elles restent simples jusqu'au sommet *F'*. A la face inférieure, elles forment un méristème cortical *c* qui se dédouble en deux parties : une rangée de segments formant la zone externe *ce*, distincte par la petite dimension de ses cellules et une zone interne *ci*, dont les cellules sont ici très grandes.

Le méristème vasculaire est représenté par la grande cellule *v*, qui vient de se dédoubler, et par les cellules *v'*, *v'*, *v''*. Ces dernières commencent à s'organiser en une bande de trois assises *v1*, qui se continue vers le bas, où elle se raccorde avec le méristème vasculaire du second segment foliaire *v2*.

Digitized by Google

Dans ce second segment, la zone externe de l'écorce est dédoublée en *ce2*.

La moelle de la feuille se raccorde avec la moelle centrale par les cellules de la région *m*, de la même façon que dans la feuille de gauche.

AUTRE COUPE.

Pour contrôler les faits signalés dans ce premier exemple, nous choisirons une autre coupe de la même série, située encore dans la région médiane, mais à quelque distance de la précédente, dont elle est séparée par quatre coupes (fig. 2, Pl. 1).

La forme générale de l'ensemble est la même. Au sommet *S*, on trouve encore les quatre assises initiales 1, 2, 3, 4, la cinquième présente ici encore un mode de cloisonnement particulier et produit les cellules de la moelle centrale.

Feuille de gauche. — Dans la feuille *F*, le méristème épidermique continue les cellules de l'assise initiale 1. Au dessous sont les cellules du méristème cortical qui sont en rapport avec l'assise initiale 2 ; elles montrent un dédoublement isolé au sommet de la feuille. A la face inférieure, elles restent simples jusqu'en *c* ; au dessous de ce point, elles se dédoublent pour former la zone corticale externe *ce*, et la zone corticale interne *ci*, *ci'*.

Le méristème vasculaire comprend, au sommet, une cellule unique *v*, prolongée à sa base par deux séries de cellules dans lesquelles se voient des cloisonnements transversaux. A la base de ce groupe, les cellules *v1* sont subdivisées par un méristème tangentiel très actif, qui constitue la première différenciation spécifique de la région vasculaire. Toutefois la continuité des cloisonnements, si nettement marquée depuis la cellule *v* jusqu'au point *a*, nous indique que les deux files de cellules qui s'étendent de *v* à *a* font partie d'une même formation, qui est le méristème vasculaire du premier segment foliaire.

A la partie supérieure des cellules v^1 est une cellule marquée d'une croix : c'est par l'intermédiaire de cette cellule que se fait la communication entre la moelle de la feuille et la moelle centrale.

On remarquera sans doute que s'il a été possible d'établir une continuité certaine entre les deux premières assises dans la région initiale et dans la région foliaire, il serait impossible de chercher à

Digitized by Google

suivre une continuité analogue entre les assises initiales 3 et 4 et les cellules du méristème vasculaire. On peut penser que cette continuité disparaît ici à cause de l'apparition du méristème transversal qui, en déterminant l'allongement foliaire, trouble ces rapports de continuité. Nous verrons plus loin, en étudiant une feuille encore moins développée, ce qu'il y a lieu de penser à ce sujet, mais il nous semblait nécessaire de soumettre, dès cet exemple, cette proposition aux réflexions du lecteur.

La limite entre le premier segment foliaire et le second est mieux marquée que dans l'exemple précédent : elle se compose d'une file de cloisons qui part du niveau *li*, à gauche, et se continue à travers toute la coupe, en passant par *li'* pour rejoindre un point symétrique *li* situé entre les deux premiers segments foliaires de la partie droite.

A gauche, dans le second segment foliaire, la zone corticale externe *ce2* est dédoublée par une file continue de cloisons. En outre les cloisonnements des diverses régions s'interrrompent au voisinage d'un groupe de cellules marqué *b*. Ce groupe appartient au bourgon axillaire du troisième segment foliaire.

Feuille de droite. — La disposition des cellules dans la feuille de droite F' est tellement semblable à celle de la feuille de gauche, qu'une description détaillée serait superflue. Les mêmes parties étant, dans les deux feuilles, désignées par les mêmes lettres, la comparaison sera des plus faciles. On notera toutefois que les rapports entre la région vasculaire *v'* et la région médullaire voisine *m* sont plus nets de ce côté.

Dans le second segment foliaire, la zone corticale externe n'est pas dédoublée, mais ce n'est pas là un fait général, car on la trouve dédoublée à ce niveau dans des coupes voisines de celles-ci.

Bourgeon axillaire. — Nous avons remarqué l'interruption ou la diminution des cloisonnements tangentiels à la hauteur des deux groupes de cellules marquées *b*, *b'*. Ces deux groupes appartiennent aux bourgeons axillaires de la troisième paire de feuilles, et leur présence nécessite quelques explications.

Reportons-nous à l'ébauche foliaire F' et représentons-nous ce qui doit arriver lorsqu'un bourgeon axillaire vient à se développer à la partie supérieure de ce segment foliaire. Ce bourgeon axillaire

Digitized by Google

se développera au moyen des cellules situées entre l'aisselle de la feuille et les initiales, c'est-à-dire dans la région *bo*. Or, que deviendront les cellules *bo* lorsque, par suite de la naissance d'une nouvelle paire de feuilles, les assises *1*, *2*, *3*, *4* auront été soulevées, tandis que les cellules de l'assise *5* auront fourni une abondante moelle centrale ? A ce moment, les cellules *bo* auront été déplacées en bloc, écartées de l'axe principal ; leur extrémité supérieure (épidermique) se trouvera toujours au voisinage de l'aisselle foliaire, mais leur extrémité inférieure (médullaire) sera soulevée d'une part par la croissance de la région médullaire centrale, d'autre part par la croissance de nouvelles cellules dans la région *m*, qui dépend de la feuille *F'*, et de la sorte, l'ensemble des cellules initiales du bourgeon aura pivoté autour de son extrémité épidermique et se trouvera relevé dans la position des cellules *b*, *b'* qu'on aperçoit près de l'aisselle de la feuille *F3*.

Les cellules initiales de bourgeons peuvent rester indifférenciées pendant un temps plus ou moins long, suivant l'espèce de la plante ou suivant les conditions de la végétation. Nous rencontrerons des plantes où leur développement est plus précoce que dans le Chèvrefeuille, et d'autres où c'est le contraire qui se produit. En tout cas, d'après tous les exemples que j'ai vus, je me suis pénétré de cette idée que l'ensemble des cellules situées entre l'aisselle de la feuille et les initiales forme une réserve de tissu initial, qui peut dans la suite, se différencier en tout ou en partie, et donner naissance, au fur et à mesure des besoins de la plante, à toutes les productions axillaires.

On comprendra mieux, après cette explication, pourquoi les cloisonnements tangentiels du second segment foliaire s'interrompent au-dessus des cellules *b*, b_1. Cet îlot est formé de cellules appartenant au bourgeon axillaire de la troisième feuille : elles sont demeurées à un degré de différenciation moins avancé que les cellules corticales et vasculaires du troisième segment foliaire, mais se distinguent souvent par un contenu cellulaire plus abondant que celui des cellules voisines.

En observant un grand nombre de coupes, on voit que les méristèmes corticaux et vasculaires contournent l'îlot formé par les cellules du bourgeon et vont se raccorder, de chaque côté, mais

Digitized by Google

plus bas que l'aisselle foliaire, avec les méristèmes correspondants de la feuille inférieure.

Ce raccordement ne saurait être visible ici, puisqu'il a lieu dans un plan perpendiculaire à celui de la figure. Néanmoins, en choisissant une coupe qui passe un peu en dehors du bourgeon axillaire, on peut suivre, plus bas que dans la figure 2 (Pl. 1), les tissus méristématiques du second entre-nœud. C'est ce qui arrive précisément dans la figure 15. Là, nous pouvons suivre le méristème cortical et le méristème vasculaire jusqu'au-dessous de l'aisselle foliaire, en v^2. A ce point, ils s'arrêtent brusquement, sur la figure; mais, en réalité, ils se continuent dans un autre plan pour se joindre aux tissus analogues du troisième segment foliaire.

En se bifurquant ainsi autour de l'îlot formé par le bourgeon axillaire, les deux branches de ces méristèmes ont laissé entre elles une sorte de boutonnière ou d'ogive, par laquelle sont en communication la moelle centrale, la moelle de la feuille, et celle du bourgeon. Cette communication est très visible sur la figure 15, ainsi que sur les photographies (fig. 3, Pl. 2).

Si, comme on l'écrit couramment, le bourgeon naissait dans l'écorce, et si les faisceaux de la feuille *F1*, n'étaient que les dernières ramifications des faisceaux de la portion de tige située au-dessous, on se demande pourquoi ces derniers faisceaux ne suivraient pas directement leur course à travers les tissus de la région axillaire. L'étude que nous venons de faire de la région foliaire nous montre au contraire, et nous le verrons mieux encore plus loin, notamment dans le Bouleau, que la naissance du méristème vasculaire est consécutive à la formation de l'ébauche foliaire. Ce méristème naissant à la base du premier segment foliaire, en v', se propage à travers la région latérale du second segment ($v2$). Au point où se trouvent insérées les cellules b, b', le méristème vasculaire rencontrant des groupes b, b', *mo*, de cellules différenciées ou en voie de différenciation, est obligé de les contourner pour se raccorder plus bas avec un tissu analogue à lui-même.

Cette considération est importante au point de vue des rapports entre la feuille et la tige (1).

(1) Ces lignes étaient écrites depuis longtemps lorsque j'ai eu l'occsion de lire la note de M. Lignier [43] M. Lignier, considérant que la différenciation primaire du faisceau foliaire s'opère de haut en bas, pense que le faisceau de la feuille infé-

Digitized by Google

Raccordement des tissus

L'observation qui précède nous amène naturellement à parler de la façon dont se raccordent les tissus appartenant à différents segments foliaires. Pour les deux premiers, nous avons vu que les divers méristèmes, épidermique, cortical, vasculaire, médullaire, étaient placés bout à bout en parfaite continuité. Il nous faut voir maintenant comment s'opère le raccord dans le cas général d'une insertion foliaire quelconque.

Pour cela, nous examinerons la partie de la troisième feuille (F3) qui est représentée en place sur la figure 2, Pl. 1. Après la description qui a été faite plus haut d'une feuille analogue (fig. 12 et 13), nous y reconnaissons sans difficulté un épiderme supérieur *é*; une écorce supérieure, dédoublée en *cs3*, et se réduisant à une cellule unique près de la région axillaire en *cs'3*. A partir de ce point, cette assise corticale contourne la région axillaire et se raccorde avec la zone corticale externe du deuxième segment foliaire.

Le méristème vasculaire de la troisième feuille (*v*) a donné naissance, dans le voisinage de *v*, à un vaisseau ligneux, il en est résulté une différenciation de l'assise supérieure en cellules médullaires *m 3*. On peut suivre ces cellules jusqu'au bas de la feuille : à la hauteur de la région axillaire, elles s'élargissent, se dédoublent et se raccordent avec la moelle centrale en *mo*, au-dessous du bourgeon axillaire.

Le raccordement peut être plus marqué lorsque la coupe passe en dehors des cellules du bourgeon. C'est ce que montre la fig. 15, ainsi que la photographie (fig. 3, Pl. 2). Dans cette coupe, qui représente la même feuille *F3*, mais dans une préparation voisine, on aperçoit la première différenciation vasculaire du troisième segment foliaire : elle est constituée par un vaisseau ligneux *v b* et par un vaisseau libérien *v l*. A gauche du vaisseau ligneux, les cellules *m* (supérieures dans la feuille), sont différenciées en cellules médullaires, bien distinctes des cellules corticales supérieures *c s* par leur origine, leur forme et leurs dimensions.

rieure agit à la façon d'un obstacle qui forcerait le courant basipète de la différenciation du faisceau supérieur à se diviser en deux bras. L'observation de la figure 2, Pl. 2, montre que cet obstacle se trouve plutôt dans les groupes des cellules du bourgeon axillaire.

Digitized by Google

Dans la région axillaire, nous voyons l'épiderme *é 3* se raccorder avec l'épiderne *é 2*. L'assise corticale supérieure *cs3* du troisième segment réduite à ce niveau à une seule rangée de cellules, contourne l'épiderme et se raccorde avec la zone corticale externe du deuxième segment foliaire *ce2*; quant à la zone corticale interne de ce deuxième segment, nous le voyons se réduire à une assise au dessous de *ci2*; puis, un peu au-dessous de l'aisselle foliaire, cette zone *ci 2*, ainsi que le méristème vasculaire *v2* s'interrompent brusquement. Nous avons dit plus haut qu'à ce point ils se bifurquent en avant et en arrière du plan de la figure pour aller se raccorder plus bas avec le méristème vasculaire et cortical du troisième segment. Entre les points où ils se terminent ici et les éléments vasculaires *v3*, ils laissent, en se bifurquant, une boutonnière par laquelle communiquent la moelle centrale *mo* et la moelle foliaire *m'*.

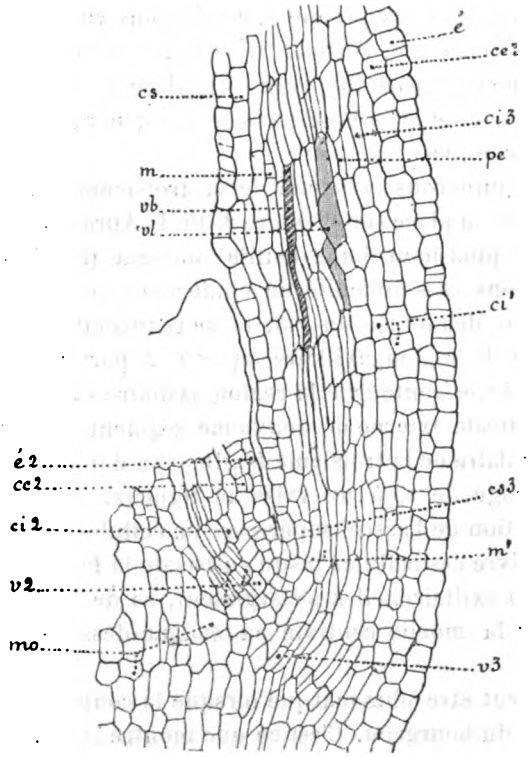


Fig. 15. — *Lonicera Caprifolium*. Raccordement du deuxième et du troisième segment foliaire. — *é*, *é2*, épiderme; *ce2*, *ci2*, tissu cortical du 2e segment, se raccordant avec *cs3*, tissu cortical supérieur du 3e segment; *v2*, méristème vasculaire du 2e segment, interrompu à ce niveau; *mo*, communication entre la moelle centrale et la moelle foliaire *m*, *m'*; *vb*, premier vaisseau ligneux; *vl*, premier vaisseau libérien; *ce3*, zone corticale externe; *ci3*, zone corticale interne du 3e segment foliaire; *v3*, méristème vasculaire du 3e segment foliaire.

Digitized by Google

La zone corticale externe *ce 3* et la zone corticale interne *ci3* se prolongent sur la face inférieure du troisième segment foliaire avec les caractères que nous leur avons reconnus précédemment, c'est-à-dire que la zone externe reste formée, du moins jusqu'à ce moment, d'une seule assise de cellules isodiamétriques, tandis que la zone interne est le siège de dédoublements plus ou moins nombreux.

Second exemple

Le point végétatif de ce second Chèvrefeuille est pris au début même de la différenciation foliaire. Aucun exemple n'est donc plus propre que celui-ci à montrer quels sont les rapports entre les initiales du point végétatif et les premiers tissus différenciés.

La photographie d'une coupe de cette série est reproduite dans la planche 1, fig. 1. Les dessins ont été exécutés au grossissement de 540 diamètres, afin de suivre avec une exactitude rigoureuse les moindres inflexions des cloisons.

Première coupe. — Les trois coupes que je me propose de décrire sont voisines sur la préparation ; mais la dernière seule est exactement médiane. La première est donc la plus éloignée du plan médian : elle est représentée fig. 16.

En *S* est le sommet du point végétatif, avec les initiales 1, 2, 3, 4. La cinquième initiale, ou initiale médullaire, détache vers sa base des segments qui s'écartent en rayonnant et donnent à la moelle, près du sommet, un aspect particulier dû à la direction parabolique des files de cloisons.

En *F*, à gauche, est l'ébauche de la première feuille à peine indiquée par une légère épaulette. A quoi est dû ce soulèvement des deux assises extérieures? Evidemment à l'augmentation survenue dans le nombre et dans les dimensions des cellules sous-jacentes *a*, *b*, *d*, *e*, *f*, *i*, et de quelques cellules voisines. Toutefois il y a ici une erreur d'observation à éviter, et c'est ce qui m'a conduit à décrire d'abord cette coupe. A cause de la disposition régulière des assises initiales entre cette région foliaire et le point végétatif, à cause aussi de la disposition en assises tangentielles des cellules situées au-dessous de cette région foliaire, l'œil est tenté de suivre les cellules assise par assise, et cherche à raccorder, par des dédoublements *tangentiels*, les cellules de la région foliaire proprement

Digitized by Google

dite avec les assises qui l'avoisinent, supérieurement ou inférieurement. Nous sommes, il faut en convenir, poussés dans cette voie par le souvenir des théories qui, actuellement encore, dominent la science botanique, et certaines figures, qui nous sont devenues familières, viennent malgré nous se superposer à celle que nous observons et nous en masquent le véritable aspect. Et alors, si l'esprit ne se tient constamment sur ses gardes, le crayon le plus sincèrement impartial est tenté de marquer avec trop de précision une limite douteuse, ou de prolonger un peu trop loin une cloison qui s'interrompt trop brusquement à notre gré. Et quand on songe qu'il suffit, dans ces tissus très jeunes, d'obliquer plus ou moins certaines cloisons, ou simplement de varier la mise au point du microscope pour modifier en partie l'aspect de la coupe, on se rend compte de la facilité avec laquelle peuvent être commises de graves erreurs d'interprétation.

Ainsi, pour en revenir au cas qui nous occupe, si nous observons des coupes tangentielles, nous pourrons observer dans la région *F* une superposition et une continuité des assises plus régulières que dans le cas présent, mais cela tient uniquement à ce fait que la région de croissance d'une feuille aussi peu développée que la feuille *F* est très petite : il suffit de s'éloigner très peu de la coupe médiane pour être en dehors de la région initiale de la feuille.

Ces considérations exposées, examinons les faits en eux-mêmes. La coupe de la fig. 16 est donc un peu tangentielle, mais peu éloignée en somme du plan médian de la feuille. Avant l'apparition de l'ébauche foliaire, il y avait en *F* des cellules non différenciées, comme il s'en trouve encore plus haut.

Quand une feuille naît dans la région *F*, on voit que les cellules situées dans cette région entrent dans un état d'activité de croissance qui se manifeste par des dédoublements de cellules ou par des groupements particuliers des nouveaux éléments ainsi formés. Ici, toute cette activité de croissance tend à orienter les files cellulaires, ou les assises nouvellement formées, dans la direction de la cellule épidermique *iéf*. Si nous partons de ce point, nous trouvons dans l'assise sous-épidermique une grande cellule *icf*; puis en suivant vers la gauche cette assise qui, dans la feuille, donne le méristème cortical, nous la voyons se dédoubler après la cellule *c*; ce dédoublement produit une série de segments externes *ce*, qui

Digitized by Google

doublent l'épiderme et ne présentent ici aucun cloisonnement, et un segment interne *ci*, qui se cloisonne pour former plusieurs assises *ci'*. Nous reconnaissons ici la formation corticale que nous avons déjà observée dans la feuille à un âge plus avancé (fig. 1 et 2, Pl. 1).

A côté de la formation corticale, nous pouvons observer le premier développement du méristème vasculaire. Il comprend principalement les cellules *a*, *b*, *d*, *e*, *f*, *i* et *v1*.

A sa partie supérieure, ses cellules sont groupées en deux rangées contiguës, *a*, *e*, à gauche; *b*, *d*, *f*, à droite et la cloison qui les sépare est dirigée vers *ié'f*. Elle marque la direction de la future feuille. La cellule *i* est encore indivise

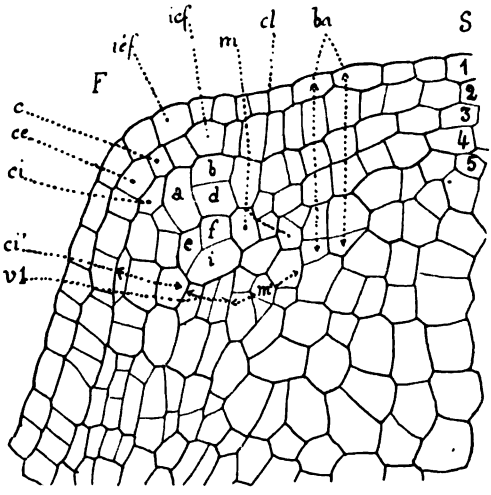


Fig. 16. — *Lonicera Caprifolium*. Naissance de la première feuille. — *S*, point végétatif ; *F*, sommet de la première feuille : *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, assises initiales ; *ié'f*, initiale de l'épiderme foliaire ; *icf*, initiale de l'écorce foliaire supérieure ; *c*, initiale de l'écorce foliaire inférieure ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, *ci'*, zone corticale interne ; *a*, *b*, *d*, *e*, *f*, *i*, initiales du méristème vasculaire foliaire ; *m*, *m'*, moelle du segment foliaire ; *ba*, cellules initiales du bourgeon axillaire ; *v 1*, méristème vasculaire de la base foliaire.

Dans cette coupe, la disposition des cellules en deux groupes : un supérieur, formé de *a*, *b*,*d* ; un groupe inférieur, formé de *e*, *f*, *i*, nous permet de constater des rapports de continuité encore assez nets entre chacun de ces groupes et les assises initiales, mais leur importance s'efface devant celle que prend la cloison qui sépare ces cellules depuis leur base *i* jusqu'au méristème cortical.

Au-dessous de la cellule *i* sont les deux dernières cellules vasculaires du premier segment foliaire : elles sont déjà subdivisées par une cloison tangentielle, première indication du méristème vasculaire à éléments allongés.

Digitized by Google

A droite de la rangée de cellules *b*, *d*, *f*, *i* est une autre rangée de cellules dont les inférieures *m* se raccordent avec celles de la moelle : au-dessous, en *m'*, un groupe de cellules médullaires se montre en rapport avec la base du méristème vasculaire *v 1*.

Enfin, c'est aux dépens des cellules *ba*, que se constituera plus tard le bourgeon axillaire.

Deuxième coupe. — Dans la coupe suivante, fig. 17, ce qui frappe immédiatement les regards, c'est la disparition des rapports que nous avions pu constater encore dans la coupe précédente entre les cellules du massif foliaire *v* et les assises initiales. L'orientation générale de tous les éléments cellulaires est subordonnée à la croissance foliaire, qui se manifeste dans la direction de *F*.

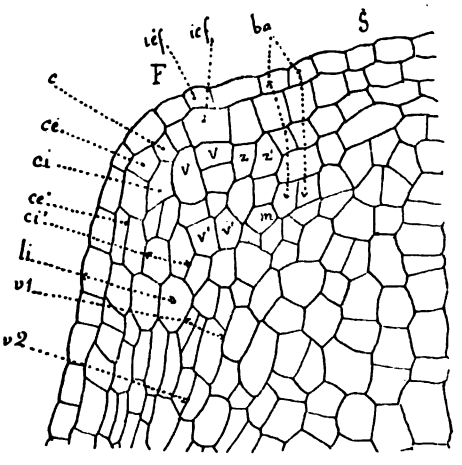


Fig. 17. — *Lonicera Caprifolium.* Naissance de la feuille. Même lettres que fig. 16 ; *v*, *v'*, initiales du méristème vasculaire foliaire ; *v1*, méristème vasculaire de la base foliaire ; *v2*, méristème vasculaire du 2e segment.

Le méristème cortical, simple dans la région supérieure, se divise à partir de *c* en deux zones ; l'externe *ce*, dont une cellule est dédoublée ; l'interne *ci*, qui s'épaissit rapidement par dédoublements successifs (*ci'*).

Le méristème vasculaire *v* se fait remarquer par l'orientation de ses éléments en deux files de cellules qui vont de *v* en *v'* ; la file supérieure, — on l'a déjà remarqué sans doute dans les exemples précédents — contient toujours une ou plusieurs divisions transversales de plus que l'autre. Au-dessous des cellules *v* et *v'* la cloison médiane s'infléchit et devient tangentielle ; peu après, le nombre des cloisons tangentielles devient plus considérable, et l'on assiste, dans le second segment foliaire, à la formation du méristème vasculaire à éléments allongés caractéristiques, *v 2*.

Digitized by Google

La limite entre les deux segments foliaires est indiquée par les grandes cellules *li*, qui sont à la base du premier segment.

Au-dessus des deux files vasculaires *v*, *v*, sont deux autres files *z*, *z'* ; elles sont en rapport immédiat avec le méristème vasculaire, mais ne concourent pas, autant que les cellules *v*, *v'*, à l'allongement de la feuille ; elles forment comme une région de raccordement avec la région axillaire et le bourgeon *ba* ; à leur base est un groupe de cellules médullaires *m*, qui relie la moelle centrale à celle du segment foliaire.

Troisième coupe. — Nous arrivons maintenant à la coupe exactement médiane (fig. 18). L'emploi des mêmes signes pour désigner les mêmes régions nous permettra d'abord de constater que chacune d'elles ne présente que peu de différences avec les descriptions que nous en avons faites précédemment. Mais ce qui donne plus d'intérêt à cette coupe, c'est la netteté de l'orientation des divers méristèmes vers le sommet F ; ainsi que la délimitation bien précise déjà des divers tissus que nous avons rencontrés dans la feuille.

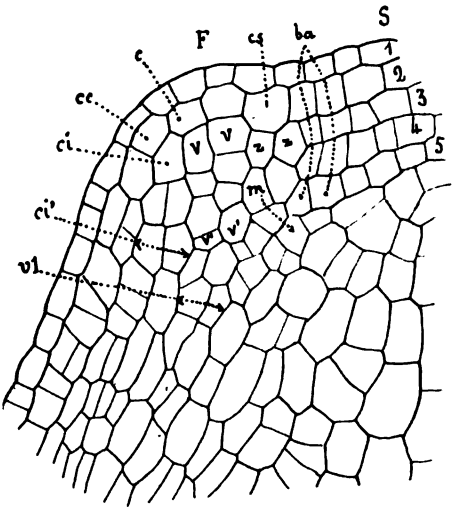


Fig. 18. — *Lonicera Caprifolium*. Naissance de la feuille. — *S*, sommet végétatif; *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, assises initiales ; *F*, sommet de la feuille ; *c*, initiale corticale foliaire ; *cs*, initiale de l'écorce foliaire supérieure ; *ce*, zone corticale externe; *ci*, *ci'*, zone corticale interne; *v*, *v'*, initiales du méristème vasculaire foliaire; *vl*, méristème vasculaire de la base foliaire ; *m*, moelle foliaire ; *ba*, initiales du bourgeon axillaire.

En *cs*, est la cellule d'où proviendra le tissu cortical supérieur ; en *c*, le méristème cortical inférieur se divise en une zone corticale externe *ce* et une zone corticale interne *ci*, *ci'*. Le méristème vasculaire forme deux longues files de cellules *v*, *v'*, dirigées dans le sens de la feuille et donnant

Digitized by Google

naissance à son méristème vasculaire. Au-dessous des cellules *c*, *v'*, cette cloison médiane s'infléchit dans le sens tangentiel et donne naissance au méristème vasculaire de la base foliaire *v1*, dont les cloisonnements se propagent peu à peu dans le deuxième segment foliaire. La communication médullaire est assurée par les cellules *m*, qui font partie du groupe vasculaire *v*, *v'*. Enfin, au-dessus du groupe foliaire, les cellules du bourgeon axillaire *ba* se montrent en contact et en rapport avec celles de la feuille depuis l'épiderme jusqu'à la moelle.

III. — Conclusions.

En résumé, nous voyons que dans le Chèvrefeuille, l'épiderme provient de la première assise initiale.

La seconde assise initiale donne le méristème cortical et se dédouble en deux zones à la face inférieure de la feuille, en face des nervures.

Dans les points végétatifs assez gros, la troisième assise est souvent dédoublée, mais en cas de dédoublement elle se comporte toujours comme une assise unique. En détachant des segments vers la base, elle donne naissance à la moelle centrale.

Sur les côtés, aux points où doit naître une feuille, la troisième assise, ou la troisième et la quatrième si elle est dédoublée, fournissent à la feuille naissante les éléments cellulaires d'où naîtront le méristème vasculaire et la moelle foliaire.

Mais en ces points, dès que la croissance foliaire commence à se manifester, les cellules qui composent le massif initial de la future feuille ne conservent pas leur disposition en assises tangentielles superposées. Il s'y produit un changement d'orientation dans les plans de cloisonnement, dont les plus importants prennent la direction de la feuille qui naît.

Il s'organise ainsi, sous l'épiderme, une région corticale supérieure et une région corticale inférieure, cette dernière divisée de très bonne heure en deux zones : la zone corticale externe à développement centrifuge et la zone corticale interne à développement centripète.

Sous le méristème cortical, les cellules fournies par la troisième assise, ou par les cellules issues de la troisième s'organisent en un

Digitized by Google

méristème vasculaire, composé, à l'origine, de deux files de cellules dirigées vers le point où la feuille doit apparaître. Dans chaque file, les cellules se multiplient par un grand nombre de cloisonnements transversaux. Par l'effet de l'allongement qui en résulte, le méristème cortical et le méristème épidermique sont soulevés. Ainsi se produit à l'extérieur la première protubérance foliaire.

En même temps, le méristème vasculaire de la base foliaire se met en rapport, à travers la région sous-jacente, avec celui des feuilles plus âgées.

Dans les cellules initiales qui s'étendent entre la première feuille et le point végétatif, naît le bourgeon axillaire. Il se développe comme la feuille, aux dépens des trois assises initiales.

L'ensemble des tissus épidermique, corticaux, vasculaires et médullaire intéressés par le développement de la feuille et de son bourgeon axillaire forme un *segment foliaire*. Dans le segment foliaire on peut distinguer une région appendiculaire, qui fournit le limbe et le pétiole, et une partie cohérente, la base foliaire, qui donne naissance à l'entre-nœud et se raccorde avec les tissus des segments foliaires précédents.

Chacun des tissus d'un segment foliaire est en continuité avec le tissu analogue des segments voisins. Ainsi à chaque insertion foliaire, la moelle centrale est en continuité avec celle de la feuille et avec celle du bourgeon axillaire. En raison de cette continuité médullaire, les tissus corticaux et vasculaires s'écartent en formant une sorte de boutonnière pour se raccorder aux tissus analogues du segment inférieur.

Par le jeu de cloisonnements transversaux, tangentiels et radiaux, la feuille augmente sa longueur, son épaisseur et sa largeur: mais tant qu'elle est en voie de croissance, il est possible de retrouver, à son sommet, le plan de structure que présentait sa première ébauche au sommet végétatif.

Au-dessus de la première ébauche foliaire, on ne constate aucun cloisonnement méristématique défini. L'origine des méristèmes formateurs de tissus a pour point de départ la naissance de la feuille.

(A suivre).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

Tissu criblé.— PERROT (1) a publié une mise au point de l'état de nos connaissances sur le tissu criblé en 1899. Il passe en revue l'histologie, la physiologie, la répartition topographique et la valeur systématique de ce tissu.

La membrane des tubes criblés présente un aspect nacré bien connu depuis longtemps. LEGER (2) dit que la *différenciation nacrée* est concomitante de la différenciation criblée et revendique la priorité pour cette opinion qu'il a émise en 1895. Ce revêtement est de nature cellulosique avec une très faible proportion de matières pectiques. G. CHAUVEAUD (3) a le premier affirmé que l'apparition du revêtement nacré est caractéristique du tube criblé actif. Ce n'est là qu'une phase du développement de cet élément. La membrane primitive s'épaissit et subit la différenciation nacrée. Mais cet état n'est pas durable et correspond au moment où se forment les cribles et où le fonctionnement du tube est le plus intense. Chauveaud désigne cet état sous le nom de *phase de différenciation maximum*. Le revêtement disparaît de bonne heure et il n'existe qu'un petit nombre de cellules présentant simultanément l'état nacré dans un même faisceau. On peut colorer les éléments nacrés par le brun de Bismarck (Chauveaud) ou le rouge Congo suivi d'un lavage rapide avec une solution de potasse à 2 pour cent (Léger).

G. CHAUVEAUD (4) expose le résultat de ses recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Dicotylédones et arrive à des conclusions semblables à celles qu'il a données antérieure-

(1) Perrot : *Le tissu criblé*, Paris (Lechevalier), 242 pages, 1899.

(2) Léger : *Sur la différenciation et le développement des éléments libériens* (C. R. Ac. Sc., t. 125, 1897) - *Rech. sur l'origine et le développement des éléments libériens* (Mém. Soc. Linn. Normandie. 1897) - *A propos de la différenciation nacrée* (Id., 1901).

(3) G. Chauveaud : *Sur l'évolution des tubes criblés primaires* (C. R. Ac. Sc., t. 125, 1897).

(4) G. Chauveaud : *Rech. sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Dicotylédones* (Ann. Sc. nat. Bot., 8e S., t. 12, 1900). - *De l'existence d'éléments précurseurs des tubes criblés chez les Gymnospermes* (C. R. Ac. Sc., t. 134, 1902).— *Développement des éléments précurseurs des tubes criblés dans le Thuia orientalis* (Bull. Museum hist. nat., 1902).

Digitized by Google

ment pour la racine des Monocotylédones. Il se forme des tubes criblés qui peuvent subsister seuls ou être remplacés par d'autres. Ces premiers tubes se forment par le cloisonnement d'une cellule-mère qui donne le tube criblé et sa cellule-sœur. Suivant l'orientation de cette cloison, le tube criblé a une section losangique très caractéristique (*Ranunculus*. *Lamium*, *Auricula*, etc.), pentagonale (*Raphanistrum*, *Trapa*) ou quelconque (*Vitis*, *Geranium*). Dans ce dernier cas, on ne peut le reconnaître sûrement qu'au moment de sa différenciation maximum.

G. Chauveaud signale l'existence de tubes précurseurs des éléments libériens dans la racine chez les Gymnospermes. Ces tubes, les premiers formés, touchent le péricycle et ne se distinguent des cellules de cette dernière région que par leur forme tubulaire et la minceur de leurs membranes. Les suivants présentent de place en place une plaque criblée. On arrive progressivement en allant vers l'intérieur à des tubes bien conformés. Chez *Thuia orientalis*, dans chacune des taches libériennes de la radicule, les tubes précurseurs situés contre le péricycle sont plus larges et plus turgescents que les cellules voisines et leurs parois sont minces. Les tubes intérieurs présentent une ébauche de cribles sur leurs membranes transversales et sur leurs membranes longitudinales internes. Ces derniers sont donc en communication avec les tubes criblés qui se développent plus tard. Les tubes précurseurs entrent bientôt en régression et se montrent écrasés contre le péricycle, simulant une ligne d'épaississement. En allant de la radicule à l'axe hypocotylé et aux cotylédons, on voit les tubes précurseurs diminuer de diamètre et se transformer en tubes criblés bien constitués. Les éléments précurseurs existent dans toutes les racines et radicelles; il n'y en a pas dans les tiges et les feuilles.

Koch (1874) avait cru les Cuscutes inférieures dépourvues de tubes criblés. Cependant Max. Cornu en a décrit chez *C. Lehmanniana*. Mirande (1) trouve des tubes criblés très bien conformés et appartenant aux types classiques de la Courge ou de la Vigne, même dans *Cuscuta monogyna*, cité par Koch comme n'en possédant pas. Ces éléments prennent d'ailleurs chez les Cuscutes un développement tout à fait remarquable. Le mode de vie parasitaire n'a aucune influence fâcheuse sur leur développement. Comme il n'existe pas de feuilles assimilatrices, il y a tout lieu de croire que le courant y est ascendant et par conséquent contraire au sens normal.

Boodle (2) montre que la paroi des tubes criblés et des cellules compagnes peut se lignifier complètement. Il a constaté chez *Helianthus*

(1) Mirande : *Sur les laticifères et les tubes criblés des Cuscutes monogynes* (Journ. de Bot., t. 12, 1898).

(2) Boodle : *On lignification in the phloem of Helianthus annuus* (Ann. of Bot., t. 16, 1902).

Digitized by Google

annuus que ces éléments donnent dans les vieilles tiges les réactions de la lignine.

Hill (1) déclare, contrairement à Strasburger, que les filaments protoplasmiques qui constituent les communications intercellulaires dans les champs criblés de *Pinus*, deviennent des filaments mucilagineux et non du cal. Le cal est dû à une métamorphose de la cellulose. Le protoplasme peut intervenir parfois dans cette transformation, mais ne se convertit pas en substance calleuse. C'est un ferment qui change la cellulose en cal et les filaments plasmiques en mucilage. La lamelle moyenne de la membrane qui est de nature pectique, persiste et forme les nodules de la plaque criblée quand elle est devenue calleuse.

A la suite de ce travail, Strasburger (2) renonce à l'opinion qu'il avait soutenue dans son article sur les plasmodesmes et adopte les vues de Hill. Mais après la dissolution du cal, les champs criblés sont-ils vraiment percés de trous, la question restée douteuse. Hill pense que le transport des substances s'effectue par les cordons muqueux dérivés des premiers filaments plasmiques.

Tissu ligneux. - Nathansohn (3) suit le développement des vaisseaux. Les vaisseaux spiralés ont un allongement actif tant qu'ils contiennent du protoplasme. Mais morts, ils sont encore capables de croissance par extension passive. Les cellules voisines paraissent avoir une influence sur cet allongement et fournir les matériaux nécessaires. Çà et là la continuité des cordons vasculaires est rompue : les cavités ainsi produites sont comblées par une néoformation de trachées. Les vaisseaux ponctués apparaissent quand la croissance de l'organe en longueur est terminée. On peut provoquer la formation prématurée de vaisseaux ponctués dans une région capable de croissance en entourant la racine de plâtre. On n'observe jamais dans ce cas d'extension ultérieure passive des parois ponctuées.

Rothert (4) déclare que les vaisseaux annelés, spiralés et réticulés ne diffèrent pas essentiellement des vaisseaux ponctués. Les régions minces de la membrane des premiers correspondent aux ponctuations des derniers.

Schellenberg (5) après une description des propriétés du bois, étudie la répartition de la lignification. Chez *Penicillium glaucum*, *Cetraria islandica*, *Cladonia furcata*, les hyphes se colorent en rouge sous l'action de la phloroglucine et de l'acide chlorhydrique. L'anneau

(1) Hill : *The histology of the sieve-tubes of Pinus* (Ann. of Bot., t. 15, 1901).

(2) Strasburger : *Die Siebtupfel der Coniferen in Rücksicht auf A. Hill's soeben erschienene Arbeit : The histology*, etc. (Bot. Ztg, 1902).

(3) Nathansohn : *Beiträge zur Kentniss des Wachsthums der trachealen Elemente* (Jahrb. wiss. Bot., t. 32, 1898).

(4) Rothert : *Ueber den Bauder Membran der pflanzlichen Gefässe* (Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1899).

(5) Schellenberg : *Beiträge zur Kentniss der verholzten Zellmembranen* (Jahsb-wiss-Bot., t 29, 1897).

Digitized by Google

mécanique des Mousses se colore souvent (Polytric). Chez les plantes vasculaires, ce sont les vaisseaux ligneux qui se lignifient d'abord, dès le 3e ou le 4e jour après la germination. Les tubes criblés ne se lignifient pas, mais il n'en est pas de même des fibres libériennes. Ces dernières restent sans lignification chez les Apocynées, Asclépiadées, Urticacées, Morées, *Linum* ; mais le plus souvent elles se colorent par le réactif de la lignine, surtout la lamelle moyenne. Le collenchyme est fréquemment lignifié, mais seulement dans les parties âgées. La moelle et les rayons médullaires subissent aussi une transformation en lignine. Le parenchyme ligneux demeure cellulosique chez les Fougères et les Prêles ainsi que dans le pétiole de *Chamaedorea* : les cellules entourant les vaisseaux annelés et spiralés restent, comme on sait, sans lignification. Le parenchyme foliaire ne se lignifie que chez les Conifères et les Cycadées avec l'âge. La lamelle moyenne du liège se lignifie. La lignification ne peut s'opérer dans les cellules mortes.

Linsbauer (1) déclare que la lignine existe chez toutes les Cryptogames vasculaires à l'exception de *Isoetes lacustris*. Elle est très répandue chez ces plantes et se montre dans les tissus les plus variés. Les trachéides de *Salvinia* se colorent faiblement en rouge par la phloroglucine, contrairement à ceux des autres Hydroptérides. Les tissus mécaniques sont nettement lignifiés sauf ceux de *Equisetum* et de quelques *Lycopodium* . Un certain nombre de Selaginelles ne lignifient que la lamelle moyenne. Chez les Lycopodes, la lignification atteint une partie du liber dans la tige et la feuille et souvent même le mésophylle. L'épiderme, les cellules stomatiques elles-mêmes, sont lignifiées chez les Cryptogames vasculaires. La cuticule se colore en rouge chez quelques Lycopodes et Fougères. La paroi externe des sporanges est lignifiée chez les Fougères, Prêles, Lycopodes.

Czapek (2) a extrait du bois une substance nouvelle, l'*hadromal*. C'est à une petite quantité libre de ce corps et à un éther cellulosique d'hadromal que le bois doit sa coloration rouge sous l'action de la phloroglucine et de l'acide chlorhydrique.

Maüle (3) donne une réaction du bois qui se produit même quand on a enlevé l'hadromal, même quand l'hadromal fait presque entièrement défaut comme dans le pétiole de *Galactodendron*. Le bois pourvu ou non d'hadromal se colore en rouge par le traitement suivant : permanganate de potassium à un pour cent, lavage, goutte ou vapeurs d'ammoniaque.

(1) Linsbauer : *Zur Verbreitung des Lignins bei Gefässkryptogamen* (Oesterr. bot. Zeitschr, 1899).

(2) Czapek : *Ueber die sogenannten Ligninreaktionen* (Zeitschr phys. Chemie, t. 27, 1899).

(3) Maüle : *Das Verhalten verholtzter Membranen gegen Kaliumpermanganat eine Holzreaktion* (Fünfstück's Beitr., 1900).

(*A suivre.*) H. Ricôme.

Digitized by Google

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

Digitized by Google

GERMINATION DES SPORES

D'*ATRICHUM UNDULATUM*

ET D'*HYPNUM VELUTINUM*.

NUTRITION ET DÉVELOPPEMENT DE LEURS PROTONÉMAS DANS DES MILIEUX LIQUIDES STÉRILISÉS (1)

par M. Paul BECQUEREL.

Technique. — Comme l'avaient déjà fait avec de féconds résultats, pour la synthèse des Lichens M. Gaston Bonnier et pour les Algues, depuis quelques années, un très grand nombre de savants, nous avons appliqué dans ce travail la méthode des cultures pures de Pasteur.

Les sporogones murs contenant les spores avaient été recueillis pendant le mois de janvier 1904. Ce n'est que vers la fin de mars que nous les avons employés. Après les avoir stérilisés par l'immersion pendant quelques minutes dans une solution de bichlorure de mercure à $\frac{1}{1000}$ nous les avions ouverts avec une aiguille flambée et nous les avions secoués dans des tubes de cultures préalablement préparés et portés à l'autoclave à une température de 115°.

Ces tubes de cultures obturés par un tampon de ouate renfermaient chacun une petite bande de papier filtre sans cendres qui plongeait dans le milieu nutritif liquide que l'on expérimentait.

Cette lame de papier filtre sans cendres était destinée à recevoir les spores et à leur servir de sol pour leur développement. Ce procédé remplace avantageusement les plaquettes de bois ou de

(1) Quelques-uns des points concernant la physiologie ont été déjà publiés dans une Note des Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, le 7 novembre 1904, n° 19, t. CXXXIX. (Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne).

Digitized by Google

porcelaine poreuse employées pour les cultures d'Algues et de Champignons, non seulement parceque le papier filtre sans cendres s'imbibant assez régulièrement reste toujours humide, mais encore parce qu'on est sûr de sa composition qui est celle de la cellulose la plus pure.

Composition chimique des milieux. — Les milieux nutritifs étaient constitués par des sels minéraux en dissolution dans de l'eau distillée.

Le tableau suivant contient la composition exacte et la proportion en gramme pour 1 litre d'eau distillée des sels minéraux des huit solutions que nous avons expérimentées.

SOLUTION n° 1	n° 2	n° 3	n° 4
1 gr. $Ca(AzO^3)^2$	2 gr. $KAzO^3$	2 gr. $Ca(AzO^3)^2$.	1 gr. $Ca(AzO^3)^2$
1 $KAzO^3$	0,5 K^2Po^4H	0,5 $(Po^4)^2CaH^4$	1 $KAzO^3$
0,5 K^2Po^4H	0,5 $MgSo^4, 7H^2O$	0,5 $MgSo^4, 7H^2O$	0,5 $K^2Po^4H^4$
0,5 $MgSo^4, 7H^2O$	0,05 $FeSo^4$	0,05 $FeSo^4$	0,5 $CaSo^4(2H^2O)$
0,05 $FeSo^4$			0,5 $FeSo^4$
n° 5	**n° 6**	**n° 7**	**n° 8**
1 gr. $Ca(AzO^3)^2$	1 gr. $Ca(AzO^3)^2$	1 gr. $CaSo^4, 2H^2O$	1 gr. $Ca(AzO^3)^2$
1 $KAzO^3$	1 $KAzO^3$	1 K^2So^4	1 $KAzO^3$
0,5 K^2Po^4H	0,5 $MgSo^4, 7H^2O$	0,5 K^2Po^4H	0,5 K^2Po^4H
0,5 $MgSo^4, 7H^2O$	0,5 $FeSo^4$	0,5 $MgSo^4, 7H^2O$	3 MgO
		0,05 So^4Fe	0,05 $FeSo^4$

Nous avions ainsi une solution nutritive complète et des solutions incomplètes où manquait dans chacune soit un métal (calcium, potassium, magnésium) ou bien un métalloïde (phosphore, azote minéral, soufre).

Les résulats des semis. — Un mois après les ensemencements, la germination des spores d'*Atrichum* eut lieu ; ce ne fut que deux mois plus tard vers le mois de juin que celle des spores d'*Hypnum* se produisit. Ces germinations donnèrent des protonémas des deux

Digitized by Google

sortes de mousses dans les liquides, 1, 2, 5, 6 — c'est à-dire dans la solution nutritive complète — et dans celles ou le calcium, le fer, le phosphore faisaient défaut. Par contre toutes les autres solutions 4, 7, 8, où manquait soit le magnésium, soit l'azote minéral, soit le soufre, ont été nuisibles au développement des spores qui à peine germées ont péri.

Les protonémas d'*Atrichum* ont continué à croître jusqu'au commencement du mois d'août, puis ils se sont arrêtés dans leur développement par suite de l'évaporation du liquide.

Vers la fin de novembre, ayant remis dans les tubes du liquide nutritif, les protonémas depuis longtemps desséchés que nous croyions mort, se remirent à croître.

Seuls les protonémas d'*Hypnum*, beaucoup plus vivaces, n'ayant pas eu d'interruption dans leur croissance, ont vécu durant tout l'été et l'automne et ont donné naissance en hiver à des moussss feuillées fort bien constituées.

Dans la solution n° 5, sans fer, et dans la solution n° 6, sans phosphore les deux espèces de protonémas, n'ont vécu que deux mois ; s'étant très peu développés ils ont perdu de jour en jour leur teinte verte, ils sont devenu rougeâtres, et sont morts quelque temps après.

Enfin dans la solution n° 3 sans potassium, les spores d'*Atrichum* à peine germées ont rougi, et les protonémas émis sont morts pendant que dans ce même liquide les spores d'*Hypnum* ont pu donner des filaments qui ont évolué à peu près normalement.

La maturation des spores. — De l'ensemble de ces résultats, nous voyons tout d'abord que pour que la germination des spores d'*Atrichum* ou d'*Hypnum* s'effectue, il faut qu'il s'écoule, comme pour les spores de certaines Hépatiques, un certain temps nécessaire à leur maturation.

Ces spores ne peuvent donc pas être toujours considérées comme mûres ainsi que l'admettent généralement la plupart des botanistes dans leurs traités classiques.

En effet, pour les spores que nous avons étudiées, ce n'est qu'au bout soit de un, de deux ou trois mois après leur ensemencement dans nos milieux nutritifs, qu'elles ont manifesté un changement dans leur constitution. D'un vert pâle effacé elles sont passées à un vert frais intense, montrant ainsi que leurs corpuscules chlorophyl-

Digitized by Google

liens complètement constitués étaient prêts à accomplir leur fonction assimilatrice.

Cette maturation nous paraît d'autant plus probable que depuis l'époque de l'ensemencement de ces spores, ni l'humidité, ni les principes nutritifs, ni la chaleur, ni la lumière, ces agents extérieurs nécessaires à leur germination, ne leur avaient fait défaut. En effet, déposées sur le papier filtre sans cendres toujours imbibé de liquide nutritif, ces spores sont toujours restées à la température du laboratoire, exposées devant les vitres d'une fenêtre de la Sorbonne donnant à l'Est.

Cette maturation nous paraît n'avoir lieu que dans le milieu humide. Car nous avons pu conserver pendant plus de six mois, dans des tubes, renfermant des desséchants, des spores d'*Hypnum* et d'*Atrichum* qui ensemencées dans des milieux humides ont demandé pour germer à peu près le même temps que les spores de nos cultures.

La vie ralentie dans une atmosphère sèche n'a donc que très peu d'effet sur cette maturation.

La nutrition des protonémas. — Au point de vue de la nutrition les protonémas d'*Atrichum* et d'*Hypnum* se comportent identiquement comme des algues vertes, et notamment comme le *Cystococcus humicola* que M. Charpentier a cultivé avec succès dans un milieu analogue à celui de notre numéro 1 (1). Dix éléments suffiraient à leur nutrition, ce seraient l'azote sous forme minérale, le fer, le soufre, le phosphore, le magnésium, le carbone, l'oxygène et l'hydrogène empruntés à l'air ou à l'eau ; le calcium ou le potassium. L'*Hypnum* se distinguerait de l'*Atrichum* par le fait qu'il semblerait se passer du potassium. Cela nous a surpris ; nous avons alors pensé que le liquide aurait dissous du potassium entrant dans la composition du verre du tube de culture.

Si cette dissolution s'est produite elle a du être infinitésimale et elle n'a toujours pas suffi au développement de l'*Atrichum*.

Lorsque nous considérons le rôle particulier de chaque élément sur l'évolution des protonémas nous remarquons que le magnésium a une importance beaucoup plus considérable que le phosphore et le fer, car là où il a été absent les spores à peine germées sont mortes.

(1) Thèse de M. Charpentier : *Sur la nutrition d'une algue verte.*

Digitized by Google

La vie ralentie du protonéma. — Enfin par suite de l'accident qui est arrivé dans nos cultures d'*Atrichum*, en notre absence pendant les vacances, nous avons vu que les protonémas peuvent se dessécher et conserver durant plusieurs mois la possibilité de revivre quand ils sont replacés dans des conditions convenables. Ce phénomène doit se passer fréquemment dans la nature et aider beaucoup à la conservation des mousses et à leur multiplication.

II

Mode de distribution des protonémas dans les tubes de cultures. — Nous avons examiné toutes les cultures de protonémas dans les diverses phases de leur croissance.

Dès le début nous avons été frappés par ce fait : c'est que beaucoup plus pour les spores d'*Hypnum* que pour les spores d'*Atrichum* leur germination avait été retardée sur la partie supérieure du papier filtre qui ne baignait pas dans le liquide. Les protonémas d'*Hypnum* au milieu de beaucoup de spores non encore germées rampaient sur les fibres de cellulose en donnant de rares ramifications, tandis que les protonémas d'*Atrichum* beaucoup plus vigoureux, ayant moins besoin d'humidité, se dressaient perpendiculairement dans l'air les uns contre les autres, comme des tiges qui montent en se ramifiant.

Sur la partie inférieure de la lame de cellulose immergée, les spores d'*Atrichum* et d'*Hypnum* étaient développées avec une extrême exubérance, les *Hypnum* étaient surtout remarquables ; ils formaient au fond de l'eau des petits buissons verts de filaments entrelacés, des massifs qui, s'amincissant vers le pied, s'élargissaient et devenaient de plus en plus touffus vers le haut.

En regardant au microscope avec un très petit grossissement à travers le verre du tube de culture, on voyait distinctement que chaque touffe était constituée par la ramification d'une vingtaine de protonémas issus d'un groupe de spores qui avaient germé côte à côte sur le papier. Ces protonémas, par suite de la distribution de la lumière durant leur croissance, avaient suivi, en se ramifiant, la même direction verticale oblique, ce qui donnait comme une sorte d'unité au groupe auquel ils appartenaient.

Digitized by Google

Nous avions là un cas très net du phototropisme des protonémas d'*Hypnum* (1).

III

Germination de la spore d'*Hypnum*. — Nous avons étudié à un plus fort grossissement dans chaque série de tubes, la germination de la spore et le développement des protonémas.

La germination de la spore d'*Hypnum* est à peu près identique dans n'importe quel milieu nutritif.

Lorsque la spore avait atteint son état de maturation, ce qui se constatait par l'augmentation du nombre, du volume et de l'intensité de la coloration verte des grains de chlorophylle, son exospore devenait plus transparente, et l'endospore en trouant cette membrane, autant par digestion que par pression, faisait saillie au dehors sous la forme d'un tube.

Ici, malgré de nombreuses observations, nous n'avons pas pu constater la rupture violente de l'exospore par l'unique pression de l'endospore, comme on le décrit généralement pour les spores d'Hépatiques, de Sphaigne et de Funaire. L'exospore ne se fragmente et abandonne ses lambeaux que quelques jours après que les premiers prolongements du protonéma sont apparus (Fig. 1).

Pendant les commencements de la germination, les bords de l'exospore ne présentent jamais d'éclat ni de déchirures dus à une poussée violente; la digestion de cette membrane doit donc jouer un certain rôle.

Dans l'émission des prolongements tubulaires de l'endospore qui deviendront plus tard les premiers axes du protonéma, nous avons pu distinguer, dans presque toutes les cultures, jusqu'à quatre cas, selon le nombre des prolongements auxquels la spore donnera directement naissance. Les deux premiers cas où la spore fournit soit un, soit deux premiers axes, sont connus depuis longtemps, mais les deux derniers cas où soit trois, soit quatre axes ont été produits, n'ont pas encore été signalés. Peut-être ne se rencontrent-ils que dans les spores d'*Hypnum* et d'*Atrichum*. L'émission

(1) Ce phototropisme n'avait été vu que sur les protonémas de *Funaria hygrometrica*, par Sachs, et par Goebel dans son organographie des plantes (1re partie, p. 200).

Digitized by Google

de ces deuxième, troisième ou quatrième prolongements ne se fait que successivement dans le temps (Fig. 1).

Germination de la spore d'*Atrichum*. — La germination de la spore d'*Atrichum undulatum* diffère un peu de celle de la spore d'*Hypnum*. Sa maturation a souvent une moins longue durée et est quelquefois atteinte au bout d'un mois. Pendant sa maturation la spore s'accroît et va même jusqu'à doubler de diamètre, si bien que lorsqu'elle est sur le point d'émettre son premier filament, son enveloppe externe, l'exospore, qui n'a pu suivre cette augmentation de volume est déjà morcelée, craquelée sur toute sa surface.

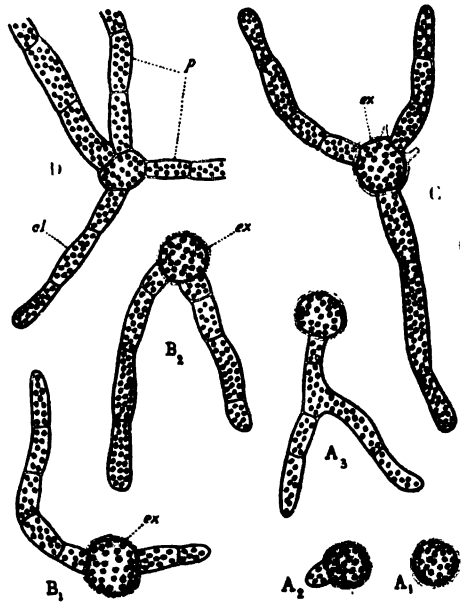


Fig. 1. — Germination de la spore d'*Hypnum velutinum* en liquide n° 1. — $A_1 A_2 A_3$, spores germant, n'émettant qu'un seul prolongement de protonéma; $B_1 B_2$, spores donnant deux prolongements de protonémas; C et D, spores donnant l'une trois, l'autre quatre axes de protonémas; *ex*, exospore qui se fragmente après une certaine croissance du protonéma.

Les spores d'*Atrichum*, qui ont germé sur la partie supérieure du papier filtre humide n'ont pas donné plus de deux prolongements.

Ici la lumière a eu une influence prépondérante, non seulement elle a agi sur la direction des prolongements du protonéma, comme nous l'avons déjà remarqué plus haut, mais encore elle a déterminé dans la spore la place où devait avoir lieu leur émission.

En effet, dans toutes nos cultures qui ont eu la même exposition lumineuse toutes les spores de la partie émergée du papier filtre, et il y en avait des milliers, ont donné leur premier tube à l'endroit où le maximum d'incidence des rayons lumineux a été réalisé.

Digitized by Google

Tous les premiers axes de protonéma issus au même endroit, se sont dressés en l'air, parallèles entre eux en suivant la même direction, celle indiquée par la source de lumière.

A l'antipode du lieu d'apparition de leur premier prolongement toutes ces spores ont également produit un second filament beaucoup plus petit et sinueux qui rampant sur le papier a pris l'aspect d'un rhizoïde.

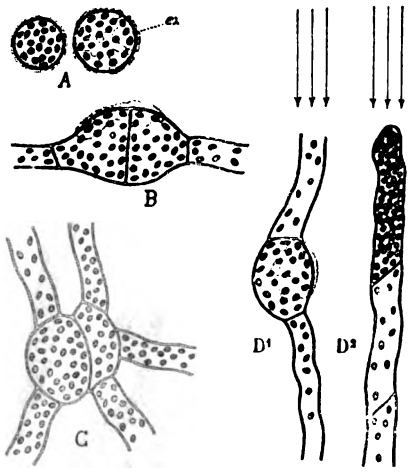


Fig. 2. — Germination de la spore d'*Atrichum undulatum*. — A, spore allant germer près d'une spore non mûre ; l'exospore *ex* se fragmente avant l'émission du protonéma ; B et C, spores plongées dans le liquide nutritif, s'étant partagées en deux par suite de la formation d'une paroi transversale et ayant donné l'une deux, l'autre cinq prolongements protonémiques ; D¹, détermination du lieu d'apparition du protonéma et du rhizoïde dans la germination de la spore sous l'incidence des rayons lumineux ; D², extrémité du protonéma se dressant dans l'air dans le sens inverse de la marche des rayons lumineux.

Les spores d'*Atrichum* qui se sont trouvées plongées dans le liquide ou tout au bord, n'ont pas eu cette uniformité remarquable dans leur germination : elles ont fourni comme les spores d'*Hypnum* un troisième et un quatrième prolongement. Beaucoup même ont présenté une particularité qu'aucun botaniste n'a encore signalé, c'est la formation en leur milieu d'une cloison transversale qui les scinde en deux parties et leur donne l'apparence de spores doubles. Ces spores doubles peuvent rayonner jusqu'à cinq et six plongements protonémiques (fig. 2).

Évolution générale des protonémas. — Dans ces deux espèces de mousses, le protonéma suit à peu de chose près la même évolution décrite pour d'autres espèces. Cependant nous apportons quelques détails peu connus. Le tube émis par la germination de la spore croît indéfiniment à son sommet, puis à des intervalles à peu près égaux, il se divise par des cloisons transversales perpen-

Digitized by Google

diculaires à l'axe qui ne deviennent obliques que lorsque les cellules ont atteint un certain développement. Ces cloisons ne sont pas toujours parallèles entre elles, l'une pouvant même être placée à l'inverse de l'autre.

Les cellules qui ne se trouvent pas à l'extrémité du tube, peuvent, à un moment donné de leur croissance, pousser soit d'un côté, soit de l'autre de leur axe longitudinal, souvent même des deux côtés à la fois une branche qui se cloisonnera et produira à son tour d'autres ramifications. Il se formera ainsi un lacis de filaments verts qui se nourrira directement aux dépens du milieu.

Lorsque chacun de ces protonémas aura atteint un grand développement et si les conditions le permettent, nous pouvons apercevoir sur les branches latérales la formation de petits massifs de cellules polyédriques portées par une cellule basale cylindrique, qui en se différenciant à mesure de leur multiplication constitueront une jeune mousse avec rhizoïdes et feuilles.

Pendant ce temps la cellule initiale d'où est issu le protonéma dégénère, sa membrane brunit, son suc cellulaire devient plus lacuneux, les grains de chlorophylles se décolorent et se dissolvent, le noyau se dissocie et bientôt la cellule est entièrement vide. Cette mort peut atteindre, soit de proche en proche, soit quelquefois en même temps toutes les cellules les plus âgées.

Si les conditions ne permettent pas aux bourgeons formés de se développer, ce qui est arrivé dans les parties immergées de nos cultures, ces derniers se conduiront de deux manières : où ils mourront, et alors les extrémités du protonéma reprendront une recrudescence de vie et continueront à croître ; ou leur différenciation s'arrêtera, et les cellules formés ne se diviseront plus que pour donner des filaments nouveaux qui se conduiront absolument comme des protonémas.

Maintenant, si le milieu s'appauvrit ou si le protonéma a épuisé dans l'émission de ces dernières cellules toute son activité, ces dernières cellules affecteront des formes sphériques, s'entoureront d'une membrane épaisse, se détacheront, et attendront le moment favorable pour se multiplier.

Ainsi, sauf le dernier cas, que la vie émigre dans le bourgeon ou dans les extrémités du protonéma, nous avons toujours là, l'exemple d'un être qui, à mesure qu'il périt par un bout, se

Digitized by Google

renouvelle incessamment par l'autre. C'est un individu qui, lorsqu'il a atteint un certain âge, traîne derrière lui une partie de son corps devenue un cadavre grandissant. La mort naturelle définitive ne l'atteint que le jour où les dernières cellules formées ont usé toute l'énergie de leur croissance et de leur multiplication qu'elles ont empruntées à la cellule originelle, la spore.

La durée de la vie de ces protonémas est assez longue. En effet nous possédons encore des protonémas d'*Hypnum* âgés de plus de huit mois, qui continuent à vivre dans nos cultures.

S'il en est de même dans la nature on voit que la vie de la mousse sous sa forme de protonéma a encore une durée appréciable pour son existence.

Morphologie du protonéma d'*Atrichum*. — La cellule du protonéma d'*Atrichum*, lorsqu'elle a atteint une certaine extension a souvent une physionomie spéciale.

Longue et étroite elle possède une forme qui convient bien au nom qui a été donné à la mousse de cette espèce. En effet, ses cloisons longitudinales, parallèles entre elles, présentent deux ondulations, l'une convexe, l'autre concave qui la fait ressembler à une *s* étirée; leur longueur varie entre 100 et 150 μ. Les cloisons transversales sont généralement d'une obliquité extrême et l'angle aigu qu'elles décrivent avec la cloison longitudinale est de 20 à 30°.

Ces cloisons transversales sont longues de 10 à 18 μ.

Souvent elles ne sont pas parallèles entre elles et sont placées à l'inverse l'une de l'autre, ce qui donne à la cellule l'aspect d'un trapèze (Fig. 3, A).

Les cellules contiennent à leur intérieur des grains de chlorophylle d'un vert foncé qui sont arrondis et agglomérés les uns contre les autres; ils sont parfois si nombreux qu'ils masquent complètement le noyau de la cellule. Les ramifications du protonéma sont généralement très abondantes, elles ne se distribuent pas le long d'axes principaux beaucoup plus importants.

Malgré l'accident relaté plus haut qui est arrivé à ces cultures nous avons pu suivre l'apparition des bourgeons : près d'une cloison transversale d'une cellule de protonéma assez agée, il se forme un petit tube très court qui, en se cloisonnant perpendiculairement à la cloison transversale qu'elle rejoint, donne une cellule hémisphé-

Digitized by Google

rique, la cellule initiale du bourgeon ; cette cellule continuant à croître à son extrémité, se cloisonnera transversalement encore une ou deux fois en donnant des cellules cylindriques, puis ces derniers, grandissant à la fois par leurs faces latérales comme à leur extrémité, se diviseront par cloisons transversales et longitudinales en produisant un massif de cellules polyédriques d'où sortira la mousse feuillée (Fig. 3, B, C, D, E).

Dans nos cultures, les protonémas d'*Atrichum*, n'ont pas trouvé les conditions nécessaires pour l'évolution complète des bourgeons en mousse feuillée. Par suite, soit de l'âge, soit de l'épaississement du milieu, les bourgeons ont pris certaines formes anormales et se sont arrêtés à certains stades. Plusieurs, après avoir formé un massif d'une douzaine de cellules polyédriques se sont arrêtés dans leur différenciation. Les cellules terminales du massif cessant de se multiplier sur leurs faces latérales ont continué à croître par leur extrémité et à redonner des files de cellules ayant la même forme que celles qui composaient le protonéma (Fig. 3, E).

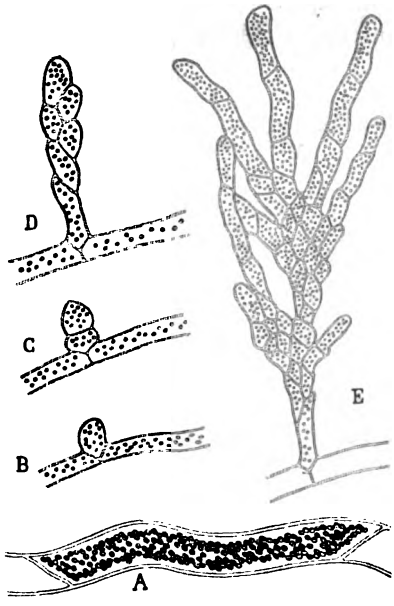


Fig. 3. — Protonémas et bourgeons d'*Atrichum undulatum* du liquide n° 1. — A, forme habituelle de la cellule d'un protonéma, ayant acquis déjà une certaine croissance; B, C et D, premières cellules qui donnent le bourgeon; D, bourgeon qui, arrêté dans son développement, redonne des filaments protonémiques.

Ne jugeant pas ces résultats assez concluants nous avons, en janvier 1905, refait des cultures pures de spores d'*Atrichum undulatum* dans les mêmes milieux nutritifs.

Vers la fin de février, ces spores germèrent et donnèrent des protonémas qui, très rapidement, au bout de deux ou trois semaines, produisirent des bourgeons. Ces bourgeons se développèrent et ormèrent des mousses feuillées très bien constituées, surtout sur la

Digitized by Google

partie émergée du papier filtre, au bord du niveau du liquide nutritif.

Nous avons retrouvé les premiers stades que nous venons de décrire de la formation de ces bourgeons. Mais en outre nous avons remarqué cette particularité, c'est la formation autour des deux premières cellules qui constituent l'axe de la future tige, de deux expansions qui les enveloppent. Ces deux expansions sont constituées chacune, par une file de deux ou trois cellules cylindriques, qui prennent naissance sur la cellule basale du bourgeon. Ces cellules, en se multipliant, donneront les deux premières feuilles de la mousse (Fig. 4).

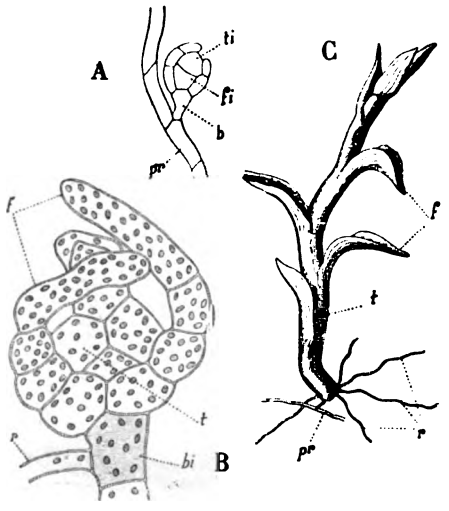


Fig 4. — Bourgeon et mousse feuillée d'*Atrichum undulatum* obtenus en liquide n° 1 et sur le papier sans cendres. — A, bourgeon à son premier stade de différenciation, nous montrant la cellule basale *b*, les cellules initiales de la tige *ti* et des feuilles *fi*; B, bourgeon donnant son premier rhizoïde; C, mousse feuillée ayant déjà près d'un centimètre.

Morphologie du protonéma d'*Hypnum*. — La cellule du protonéma de l'*Hypnum* a un aspect tout autre que celui que nous présente la cellule de l'*Atrichum*.

Elle est, quoique ses dimensions varient beaucoup, un peu plus large et un peu plus longue (Fig. 5, A).

Ses parois longitudinales assez régulières n'ont pas d'ondulations caractéristiques ; leur longueur peut atteindre 100 et 160 μ, ses parois transversales toujours moins obliques décrivent des angles toujours très voisins de l'angle droit, allant de 60 à 80°. Les grains de chlorophylle beaucoup plus plats et discoïdes, d'un vert clair, ne sont pas disposés en grappe, mais par file le long de la cloison qu'ils touchent, ils sont si abondants qu'ils masquent aussi le noyau. Cependant en fixant les cellules par de l'alcool absolu acétique et en les traitant par un mélange aqueux de carmin aluné et de vert d'iode, il nous a été possible d'apercevoir quelques noyaux dans le stade spirème; ils ont de 3 à 5 μ de diamètre.

Digitized by Google

Le mode de ramification du protonéma ne ressemble pas du tout à celui de l'*Atrichum*, il se forme toujours quelques axes principaux très longs autour duquel se distribuent une dizaine d'axes secondaires beaucoup plus courts qui ne se ramifient qu'à leur extrémité.

Ces axes principaux se reconnaissent aisément, non seulement par la largeur et la longueur de la cellule, mais encore par l'épaississement et la couleur rougeâtre de la membrane.

Terminaison agée des protonémas. — Les terminaisons des axes secondaires des protonémas très développés et très âgés ayant sept à huit mois d'existence ont affecté souvent des formes spéciales. Les cellules qui les composaient s'arrondissaient à leurs extrémités, tendaient à prendre de plus en plus la forme sphérique et n'étaient plus retenues entre elles que par un petit point commun de leur membrane cellulosique plus épaissie.

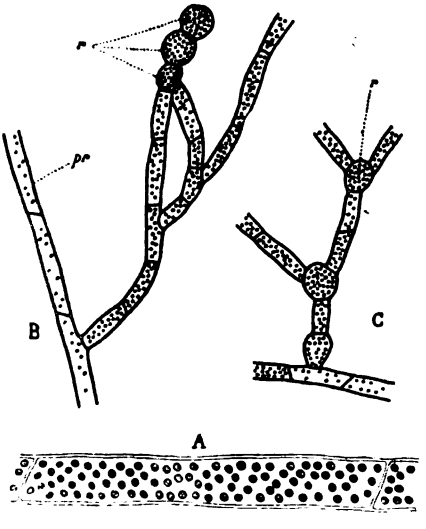


Fig. 5. — Protonéma d'*Hypnum velutinum* développé dans le liquide n° 1. — A, port habituel du protonéma dans la période favorable de sa croissance; B et C, formes vieilles du protonéma donnant des cellules sphériques qui tendent à s'isoler.

Gœbel (1) a signalé des formes analogues chez les protonémas de la *Funaria hygrometrica*, il pense que ces cellules sont susceptibles de redonner comme les spores de nouveaux filaments et des bourgeons quand le milieu redeviendra favorable.

Dans d'autres cas, un rameau commençait par une cellule ronde basale qui donnait naissance à une cellule normale de protonéma ; cette cellule produisait une nouvelle cellule ronde, précédée d'une seule cellule reconstituant le protonéma ; il y avait là alternance de deux formes cellulaires (Fig. 5, C).

(1) Goebel : *Organographie*, 2e partie, p. 338. Fischer, 1898.

Digitized by Google

Bourgeons submergés. — Des formes âgées de protonémas submergés dans les liquides 1, 3, nous offrent aussi des cellules très spéciales qui n'ont pas encore été décrites.

En A, dans la figure 6, nous avons un rameau dont le pédicelle

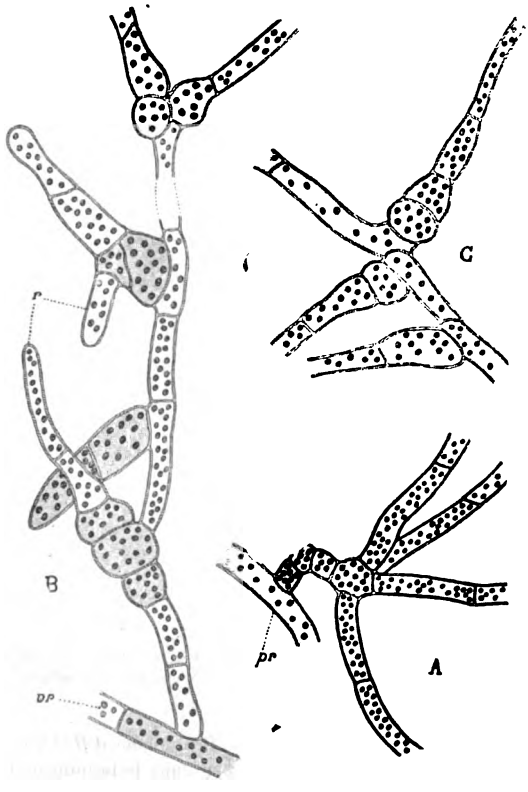


Fig. 6. — Protonémas submergés d'*Hypnum velutinum* obtenus en liquide 1 et 3. — A, forme vieille produisant des rameaux très ramifiés; B et C, formes âgées ayant des bourgeons qui, arrêtés dans leur différenciation, continuent à fournir des filaments protonémiques. Les cellules de ces bourgeons sont fortement cutinisées.

est composé par quatre courtes cellules à parois cellulosiques épaissies dont la dernière polyédrique donne naissance à quatre grands axes de protonéma.

En B, dans la même figure, un autre rameau issu d'un axe de protonéma subit un commencement de différenciation pour donner

Digitized by Google

naissance à un bourgeon qui, s'arrêtant dans son évolution, se remet à proliférer sous forme d'un axe nouveau de protonéma. Ce nouvel axe de protonéma fait des tentatives pour donner des bourgeons, sur ses côtés, comme à son extrémité. Les cellules basales se cutinisent et redonnent des filaments protonémiques très développés.

La figure C nous montre encore une forme très fréquente de cellules rondes et coniques cutinisées qui poussent de nouveaux filaments. Est ce là ce que Correns appelle des nématogones ou des bourgeons avortés, ou des formes de dégénérescence ?

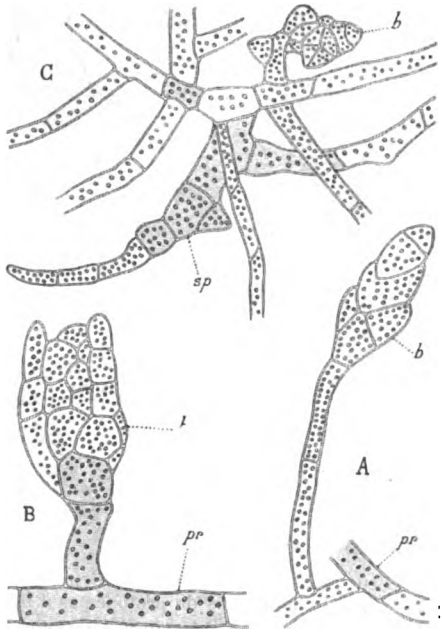


Fig. 7. — A, B, C, bourgeons d'*Hypnum velutinum* obtenus dans les liquides 1 et 3, sur la partie émergée du papier filtre sans cendres (les rhizoïdes ne sont pas encore apparus) ; *sp*, cellule de la spore qui a donné le protonéma.

Bourgeons émergés. — Sur la partie émergée du papier filtre sans cendres, près du niveau du liquide nutritif, les protonémas ont très bien poussé, ils ont donné des bourgeons, dont nous avons suivi toutes les phases de transformation en de jeunes mousses complètement constituées.

Le bourgeon naît à peu près de la même manière que celui de l'*Atrichum*. Cependant on y rencontre une particularité qui doit probablement tenir à l'espèce : près d'une cloison transversale d'une cellule de l'axe principal du protonéma il se forme aussi un prolongement tubulaire qui se cloisonne transversalement une ou deux fois, mais la première cloison formée ne se raccorde jamais au

Digitized by Google

milieu de la cloison transversale de la cellule de l'axe protonémique comme cela arrive pour l'*Atrichum*.

C'est aussi la dernière des cellules basales formées par la multiplication de ce prolongement tubulaire, qui donnera le massif de cellules polyédriques d'où sortira la mousse feuillée.

Dans nos cultures nous avons obtenu des formes de bourgeons

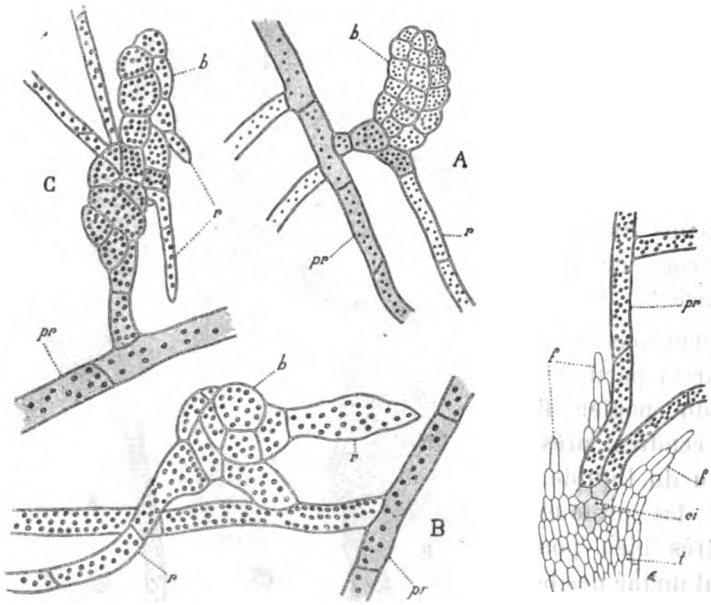


Fig. 8 — A, B, C, bourgeons de protonémas d'*Hypnum* émergés des liquides 1 et 3, montrant leur premier rhizoïde *r*. Le protonéma et souvent même les cellules basales du bourgeon qui donnent naissance aux rhizoïdes sont fortement cutinisés; D, jeune mousse présentant au sommet de sa tige des cellules spéciales cutinisées donnant naissance à des axes nouveaux de protonéma.

extrêmement variées. A première vue on pourrait s'imaginer que ces bourgeons doivent provenir de mousses d'espèces différentes. Cependant lorsque la différenciation s'est régularisée, au bout d'un certain temps, on obtient toujours les mêmes formes de mousses, si bien que cette évolution inégale du bourgeon, ne semble pas du tout retentir sur la structure de la mousse.

La figure 7 représente des bourgeons dont les rhizoïdes ne sont pas apparus ; ils se servent de leur pédicelle et de l'axe du

Digitized by Google

protonéma, comme moyen de fixation. En B, nous avons un bourgeon qui a commencé à se différencier en tige, avec une ébauche de feuille de chaque côté. En C, la différenciation n'est pas si avancée, elle ne consiste qu'en un amas de six à huit cellules en partie hémisphériques.

Dans la figure 8 se trouvent des bourgeons un peu plus évolués possédant un, deux ou trois rhizoïdes assez développés. Les cellules qui donnent naissance aux rhizoïdes sont presque toujours hémisphériques et recouverts d'une membrane cellulosique rougeâtre, fortement cutinisée; la forme B ressemblant à une sorte d'ancre est assez fréquente dans nos milieux, malgré l'existence d'un rhizoïde très développé et l'apparition d'un second. Ce bourgeon a très peu évolué.

Enfin, nous avons trouvé des formes d'*Hypnum* très différenciés, possédant de nombreuses feuilles. Parmi ces derniers nous avons remarqué que certaines jeunes mousses pouvaient fournir au sommet de leur tige des cellules spéciales plus fortement cutinisées qui en se développant ont poussé des axes nouveaux de protonéma susceptible de redonner des bourgeons.

Il y a là un fait identique à celui que Correns a signalé pour la *Tortula laevipila*, avec cette différence, que les cellules initiales du protonéma ont été produites par une mousse très jeune et ne se sont trouvées que sur l'extrémité de la tige (1).

Conclusions. — Par l'examen de toutes ces formes de protonéma on peut se rendre compte que toutes leurs différences morphologiques ont dépendu beaucoup plus de l'espèce, de l'âge, du mode d'éclairement, de l'épuisement des aliments, du milieu aquatique et aérien, que de la diversité de composition chimique des trois liquides où il ont pu évoluer.

En effet nous avons rencontré dans la solution, sans calcium et sans potassium, surtout pour les *Hypnum*, les mêmes formes que dans la solution normale, où ces deux métaux étaient présents; la différence ne portait que sur l'intensité de leur développement.

Par contre l'espèce a donné à chaque cellule, comme dans la distribution des axes secondaires des protonémas et l'évolution

(1) Correns : *Recherches sur le développement des propagules et des boutures de mousse*. Iena, Fischer, 1899.

Digitized by Google

des bourgeons, un cachet tout à fait particulier, si bien qu'il est impossible à première vue de confondre un protonéma d'*Atrichum* avec un protonéma d'*Hypnum*.

L'âge ou l'épuisement du milieu ont provoqué au bout de 7 à 8 mois d'existence, l'apparition de cellules sphériques où le protoplasma et le noyau s'environnant d'une membrane cellulosique épaisse peuvent attendre dans une sorte de vie ralentie un moment favorable pour leur multiplication.

La lumière, suivant son mode de distribution, a une influence considérable dans la germination des spores, et dans la détermination du lieu de formation des axes primaires des protonémas, surtout chez l'*Atrichum*.

Enfin, le milieu liquide et le milieu aérien ont un rôle inverse l'un de l'autre. Pendant que l'un favorise le développement extrême des protonémas, retarde, et quelquefois même arrête la différenciation des bourgeons, l'autre restreignant la croissance des protonémas, accélère la complète évolution du bourgeon en mousse feuillée et hâte la production de nombreux rhizoïdes qui iront puiser dans le liquide les principes nutritifs.

Digitized by Google

SUR L'ANATOMIE

DE LA

GALLE DE L'INVOLUCRE DES EUPHORBES

par M. C. HOUARD

La plupart des organes végétatifs des Euphorbes sont déformés par des larves de diptères appartenant à la famille des Cécidomyidés. Trois espèces du genre *Perrisia* [*P. capitigena* Bremi, *P. subpatula* Bremi et *P. capsulæ* Kieff. (1)] transforment la région terminale des pousses en amas plus ou moins arrondis ou en productions cylindriques ; les feuilles elles-mêmes peuvent présenter des enroulements marginaux sous l'influence de Cécidomyies non encore déterminées.

La tige florifère des Euphorbes est aussi très souvent altérée par la présence de larves de diptères : les deux bractées mères de second ordre ou de troisième ordre s'accolant affectent la forme d'hémisphères de Magdebourg et constituent les cécidies du *Perrisia Löwi* Mik ; l'involucre d'une inflorescence (2) lui-même se transforme parfois sous l'action des larves du *Perrisia capsulæ* en productions ovoïdes affectant la forme d'une grosse bouteille ventrue ou d'une corne effilée et allongée.

Cette dernière sorte de déformation a été signalée sur *Euphorbia*

(1) J. Kieffer : *Description de quelques Cécidomyies nouvelles* (Metz, Bul. Soc. hist. nat., (2), t. 9, 1901), p. 167-168).

(2) On sait que dans le genre *Euphorbia* la tige florifère se termine par une sorte d'ombelle composée où chaque rayon d'une ombellule porte une inflorescence entourée par un involucre formé de cinq bractées soudées entre elles; sur le bord de l'involucre et alternant avec quatre de ces bractées se trouvent quatre petites écailles épaisses et arrondies, colorées (nectaires). A l'intérieur de l'involucre un grand nombre de fleurs mâles sont disposées en cinq faisceaux opposés aux cinq bractées de l'involucre; chaque fleur mâle ne comprend qu'une seule étamine. Quant à la fleur femelle, elle se trouve au centre de l'inflorescence: elle est portée par un long pédoncule qui dépasse les fleurs mâles et se compose de trois carpelles renfermant chacun un ovule.

Digitized by Google

Cyparissias, *E. Pithyusa* et *E. Esula :* elle fera l'objet de notre étude. Nous rappellerons rapidement les travaux descriptifs concernant les trois galles et nous insisterons plus spécialement sur la structure histologique des cécidies des deux premières espèces d'Euphorbes.

Euphorbia Cyparissias L.

Sur ce substratum, la galle affecte la forme d'une bouteille bien régulière, de 5 à 8 millimètres de hauteur et 3 à 5 millimètres de diamètre dans la région basilaire qui est renflée ; la surface lisse est d'un beau vert, de teinte plus claire et plus agréable que celle des deux bractées qui l'enserrent à la base (A, fig. 1) et dont la couleur passe rapidement au jaune ou au rouge. Le col de la bouteille se rétrécit progressivement et porte à son extrémité quatre masses jaunâtres de tailles irrégulières rappelant les quatres nectaires que l'on trouve à l'état normal à la partie supérieure de l'involucre de l'inflorescence : la galle provient donc bien de l'hypertrophie de l'involucre dont la région distale n'est plus largement ouverte, mais rétrécie et presque complètement obstruée.

Dans bien des cas, les galles affectent une autre forme, surtout lorsqu'elles ne sont pas nombreuses et, par suite, peu comprimées les unes contre les autres : elles sont alors plus larges que hautes (D, fig. 4), avec un diamètre équatorial de 7 ou 8 millimètres et elles offrent l'aspect d'une bouteille ventrue, à col court, surmonté par des nectaires rapprochés, peu déformés, d'un jaune doré normal ; de consistance charnue, elles sont souvent teintées en rose sur une face.

Si l'on fend longitudinalement une telle cécidie jeune, on trouve au centre une fleur femelle peu développée, portée par un gros pédoncule, et dont l'ovaire ovoïde est terminé par trois stigmates recourbés (M, fig. 11) ; de nombreuses fleurs mâles à pédicelle renflé en massue et à divers stades de développement entourent la base du pédoncule de la fleur femelle ; enfin, quelques larves d'un rouge orangé vif vivent au milieu de ces fleurs.

Les galles en forme de bouteille allongée n'offrent que des fleurs mâles atrophiées à pédicelle court et peu renflé ; l'ovaire de la fleur femelle est étroit, fusiforme et se confond insensiblement avec le

Digitized by Google

pédicelle, lui-même hypertrophié ; à la partie supérieure, les stigmates se dressent courts et obtus, non bifurqués, garnis de grosses papilles (P, fig. 12).

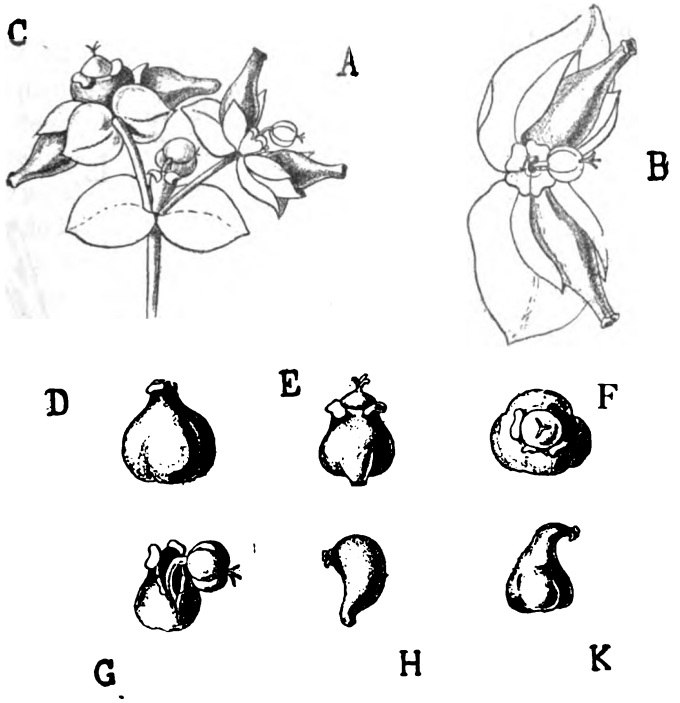


Fig. 1 (A). — Rayon de l'inflorescence d'*Euphorbia Cyparissias* montrant deux involucres latéraux transformés en galles ayant la forme de bouteilles (gr. 1,5).

Fig. 2 (B). — Les mêmes galles plus grossies et vues par en haut (gr. 3).

Fig. 3 (C). — Aspect d'une galle produite aux dépens de l'involucre médian (gr. 1,5).

Fig. 4 (D). — Vue extérieure d'une galle ventrue (gr. 1,5).

Fig. 5, 6 E, F). — Aspect d'une galle lorsque l'involucre n'enferme pas complètement la fleur femelle (gr. 1,5).

Fig. 7 (G). — Cas où le pistil est complètement sorti de l'involucre (gr. 1,5).

Fig. 8, 9 (H, K). — Galles de formes variées (gr. 1,5).

La galle du *Perrisia capsulæ* déforme surtout les inflorescences situées à l'extrémité des rayons de l'ombelle de l'Euphorbe ; on la rencontre souvent aussi sur les rameaux latéraux qui naissent au-dessous de l'ombelle et qui portent parfois quelques fleurs. Tous

Digitized by Google

les involucres d'une tige florifère peuvent être parasités et j'ai compté jusqu'à trente-cinq galles sur un échantillon récolté le 4 juin 1904 au pont de Bourgogne, dans la forêt de Fontainebleau, près du Laboratoire de Biologie végétale.

En général, à l'extrémité d'un rayon d'ombelle, deux involucres

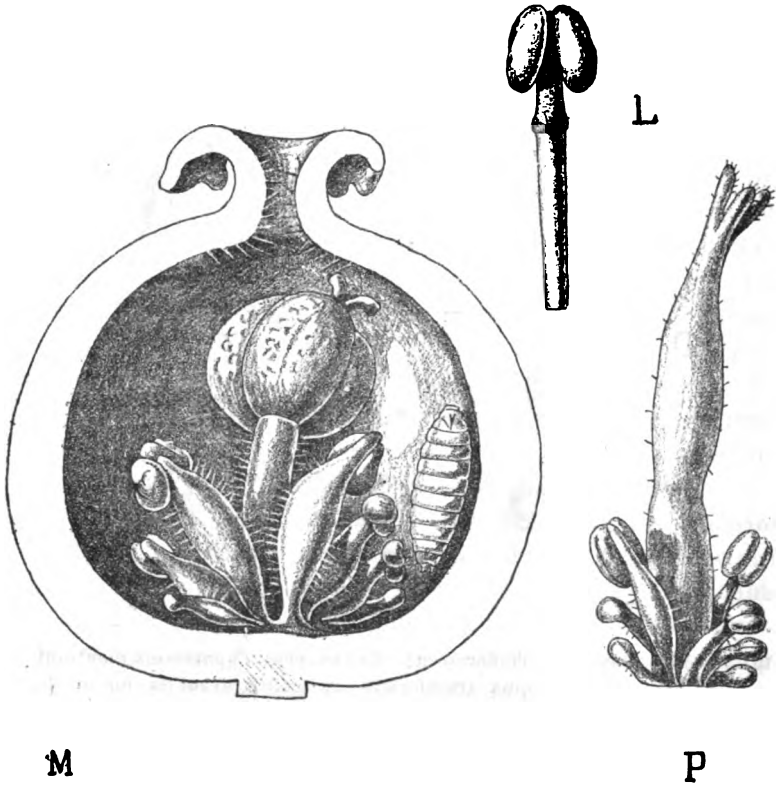


Fig. 10 (L). — Fleur mâle normale d'*Euphorbia Cyparissias* (gr. 15).
Fig. 11 (M). — Coupe longitudinale d'une galle hémisphérique : dans la grande chambre larvaire se voient la fleur femelle et les fleurs mâles (gr. 15).
Fig. 12 (P). — Fleur femelle arrêtée dans sa différenciation ; son pistil est peu développé en épaisseur (gr. 15).

latéraux seuls sont attaqués, l'involucre axile se développant bien (A et B, fig. 1 et 2). Quand ce dernier est parasité, ce qui arrive parfois, il ne prend pas la forme d'une bouteille à long col, comme les deux galles latérales entre lesquelles il est pressé : il reste globuleux, acquiert environ 4 millimètres de diamètre et présente

Digitized by Google

à la base trois bosses saillantes ; sa paroi épaisse enveloppe, dans ce cas, un pistil assez gros (C, fig. 3) qui fait saillie entre les quatre nectaires atrophiés et blanchâtres (E, F, fig. 5 et 6). Cet aspect spécial est dû à ce que l'attaque de l'involucre terminal par les larves du parasite a eu lieu assez tardivement, c'est-à-dire à une époque où sa fleur femelle était déjà développée et en avance par conséquent sur les fleurs femelles des involucres situés de chaque côté ; de sorte que l'hypertrophie n'a pu se manifester en longueur et envelopper entièrement la fleur femelle.

Le pistil de cette fleur peut même, dans certains cas, sortir en entier de l'involucre (G, fig. 7) qui se présente alors tordu, renflé de façon irrégulière, et muni sur le côté d'une large ouverture bordée par quatre nectaires, mal développés, ou bien par deux nectaires supérieurs réguliers et deux autres inférieurs atrophiés.

Enfin, par suite de compressions ou de faits de parasitisme, les galles possèdent souvent leur plus grand diamètre transversal au niveau du tiers supérieur (H, fig. 8) ; parfois encore, le col de la bouteille est rejeté sur le côté et terminé en pointe (K, fig. 9).

Cette curieuse cécidie a été décrite par Hieronymus (1) en 1890, puis par Massalongo (2) sur des échantillons recueillis près de Modène l'année précédente par le professeur A. Fiori. Cecconi (3) l'a signalée en 1901 comme étant assez rare aux environs de Vallombrosa.

En raison du peu de documents que l'on possède sur cette cécidie, j'ai cru intéressant d'en donner de nombreux dessins de morphologie externe, exécutés d'après nature.

Anatomie : Nous examinerons en premier lieu les modifications histologiques subies par l'involucre pour passer ensuite en revue celles que présentent les différentes fleurs (fleurs mâles et fleur femelle) qu'il enveloppe.

(1) G. Hieronymus : *Beiträge zur Kenntniss der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben* (Breslau, Jahresber. Ges. vaterl. Cultur, 1890, p. 132, n° 420).

(2) C. Massalongo : *Nuovo contributo alla conoscenza dell' entomocecidiologia italica. Quarte comunicazione* (Nuovo Giorn. bot. ital., Firenze, (2) t. 6, 1899, p. 143-144, n° 67).

(3) G. Cecconi : *Quinta contribuzione alla conoscenza delle Galle della Foresta di Vallombrosa* (Malpighia, Genova, t. 15, 1901, p. 265, n° 13).

Digitized by Google

L'*involucre normal* affecte, en coupe transversale (N, fig. 13), la forme d'un polygone irrégulier, à côtes saillantes. Sa paroi est épaisse d'un dixième de millimètre environ et limitée à l'intérieur par un épiderme (*epi*, en N_1, fig. 15) qui porte souvent d'assez longs poils. Au-dessous de cet épiderme, et séparé de lui par une assise de cellules *c*, se trouve un petit faisceau libéro-ligneux *flb* entouré

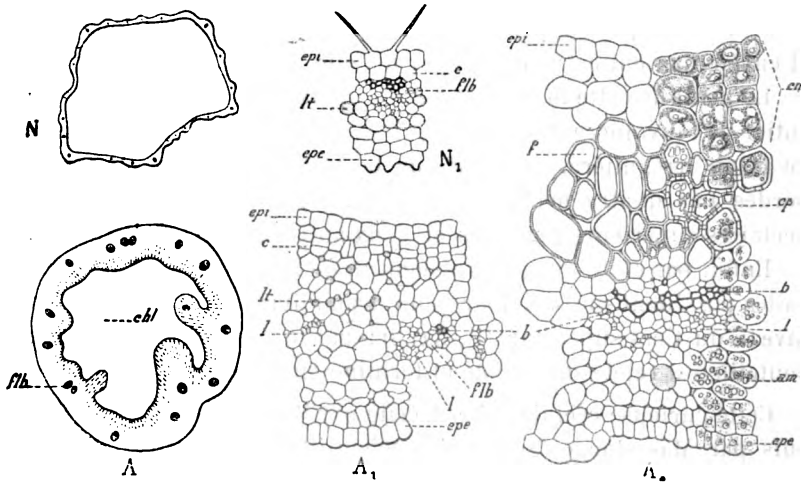


Fig. 13 (N). — Schéma de la coupe transversale d'un involucre normal d'*Euphorbia Cyparissias* (gr. 15).

Fig. 14 (A). — Coupe transversale schématique pratiquée dans la région médiane d'une galle jeune (gr. 15).

Fig. 15 (N_1). — Partie de la coupe transversale représentée par la figure 13 (gr. 150).

Fig. 16 (A_1). — Région correspondante de la paroi de la galle (gr. 150).

Fig. 17 (A_2). — Portion de la coupe transversale de la paroi d'une galle âgée, déjà fortement lignifiée (gr. 150).

flb, *b*, *l*, faisceaux libéro-ligneux ; *c*, cellules sous-épidermiques en voie de cloisonnement ; *f*, cellules profondes lignifiées ; *cp*, couche protectrice de fibres ; *cn*, couche nourricière ; *lt*, cellules laticifères ; *am*, amyloleucites ; *epe*, *epi*, épidermes externe et interne ; *chl*, chambre larvaire.

par de nombreux laticifères *lt*; enfin, au-delà de deux ou trois assises de cellules, l'épiderme externe *epe* comporte des cellules serrées, à surface libre légèrement surélevée en de courtes papilles obtuses.

Dans une galle jeune, l'*involucre anormal* affecte une forme bien

Digitized by Google

spéciale puisqu'il est rétréci dans sa partie supérieure et très évasé vers son point d'attache; une section transversale pratiquée à la base (A, fig. 14) possède un contour externe à peu près circulaire et des parois fortement épaissies (jusqu'à un tiers de millimètre); les faisceaux vasculaires *flb* y sont gros et inégalement espacés. La cavité interne qui constitue la chambre larvaire *chl* est rendue irrégulière par de nombreux prolongements arrondis, en relation avec les diverses pièces de l'inflorescence contenue dans l'involucre.

Au niveau du tiers supérieur de la petite bouteille involucrale qui constitue la galle, la section est régulière, la cavité interne arrondie et les faisceaux disposés avec ordre. Enfin, aux environs du sommet, la coupe transversale devient circulaire et n'atteint que le tiers environ du diamètre de la région supérieure de l'involucre normal : la paroi reste mince, sa surface externe est très sinueuse et son épiderme interne porte quelques longs poils.

Dans une galle jeune, il est facile de se rendre compte de la façon dont se fait l'accroissement en épaisseur et en largeur de la paroi. *L'accroissement en épaisseur* a lieu surtout aux dépens des cellules situées sous l'épiderme interne (*c*, en A_1, fig. 16); elles s'allongent en direction radiale et se cloisonnent jusqu'à trois ou quatre fois parallèlement à la surface ; l'intensité du cloisonnement est telle que parfois des cloisons peuvent apparaître dans l'épiderme lui-même (fig. 16, en haut à droite). Dans cette même région, *l'accroissement en largeur* est dû à l'allongement tangentiel et au cloisonnement perpendiculaire de la plupart des cellules et l'on peut parfois trouver de ces cloisons radiales dans les cellules de l'épiderme.

Les cloisonnements actifs, qui se manifestent suivant deux directions perpendiculaires dans toutes les cellules situées entre l'épiderme interne de la paroi de la galle et le niveau des faisceaux libéro-ligneux, déterminent la production d'un grand nombre de petites cellules, serrées les unes contre les autres, entourant d'abondantes cellules laticifères *lt*.

Dans une galle âgée, cette région présente ensuite des modifications histologiques très importantes dues à la différenciation future des cellules. On y distingue, en effet, deux zones bien nettes :

1° En contact direct avec les faisceaux se voit une large bande de fibres *f* (en A_2, fig. 17), scléreuses, courtes, à parois épaisses et bien lignifiées, percées de nombreuses et larges ponctuations ; de

Digitized by Google

petits grains d'amidon et un noyau assez volumineux se remarquent dans la plupart d'entre elles. Ces cellules ne sont autres que les éléments les plus internes formés à la suite du cloisonnement intense qui se manifeste sous l'épiderme supérieur; elles constituent autour de la cavité larvaire un véritable *tissu protecteur cp* qui, jusque-là, grâce aux nombreuses ponctuations dont ses parois sont munies, a permis l'irrigation des cellules plus internes, riches en matériaux de réserve ;

2° On trouve, en effet, au bord de la cavité larvaire, une large bande de *tissu nourricier cn*, comprenant les plus internes des cellules cloisonnées vues précédemment et les cellules épidermiques *epi* elles-mêmes. Dans toutes ces cellules, le protoplasma est abondant, fortement granuleux, et il enveloppe un noyau irrégulier de forme, toujours très hypertrophié, présentant un gros nucléole qui se colore bien. Ce tissu sert à la nutrition des larves de *Perrisia* contenues dans l'involucre anormal.

Nous retrouvons ainsi, autour de la cavité larvaire, les deux zones scléreuse et nourricière que l'on rencontre assez souvent dans les galles produites par des larves de diptères et dont nous avons déjà constaté l'existence au cours de nos recherches sur les galles latérales des tiges (1).

A l'extérieur de ces deux zones, les faisceaux libéro-ligneux étalés possèdent une région libérienne bien développée (*flb*, *l*, en A_1, fig. 16) qui s'accentue encore plus tard dans la paroi âgée (*l*, en A_2, fig. 17); le bois comprend alors de nombreux vaisseaux à large section *b* entourant les éléments primaires, isolés les uns des autres par de larges cellules de parenchyme non lignifié.

Plus en dehors, les cellules corticales sont souvent écrasées par la pression que développent les tissus centraux hypertrophiés (A_1, fig. 16). Pourtant, en général, les cellules épidermiques et sous-épidermiques suivent l'accroissement en largeur de l'involucre : elles prennent des cloisons radiales et donnent naissance à un assez grand nombre de cellules allongées suivant le rayon, serrées les unes contre les autres; la paroi externe des cellules épidermiques perd ses papilles et se présente simplement un peu bombée. Ces

(1) C. Houard : *Recherches anatomiques sur les Galles de tiges : Pleurocécidies* (Thèse, Paris, 1903, 279 p., 394 fig.). — Voir en particulier la cécidie de l'*Atriplex Halimus* produite par le *Stefaniella trinacriæ* (p. 305-310, fig. 248-253).

Digitized by Google

cellules épidermiques *epe* (fig. 17) sont du reste très irrégulières comme taille ; elles possèdent des noyaux peu volumineux et une faible quantité de protoplasma. Les cellules corticales qui les avoisinent contiennent chacune quelques gros amyloleucites *am*.

L'action des parasites se fait sentir aussi d'une façon très intense sur les fleurs contenues dans l'involucre.

Les *fleurs mâles* deviennent irrégulières, les plus développées ne

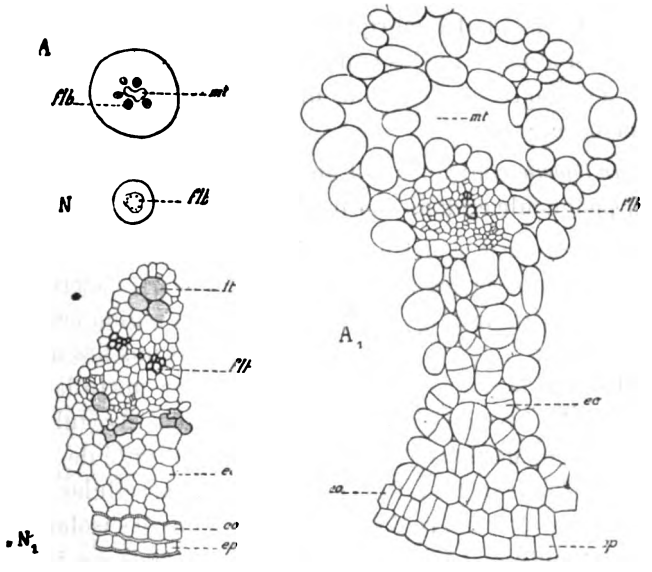


Fig. 18, 19 (N, A). — Coupes transversales schématiques du pédoncule de la fleur femelle saine et parasitée de l'*Euphorbia Cyparissias* (gr. 15).
Fig. 20, 21 (N_1, A_1). — Portions correspondantes des sections précédentes, plus grossies (gr. 150).

***flb*, faisceau libéro-ligneux ; *lt*, cellules laticifères ; *ec*, cellules corticales en voie de cloisonnement ; *co*, collenchyme ; *ep*, épiderme ; *mt*, méat.**

dépassant pas la taille normale ; toutes épaississent fortement leur pédoncule qui se fusionne avec le filet de l'étamine et constitue une masse ovoïde allongée couverte de poils ; en même temps disparaît entre ces deux régions de la fleur la ligne de séparation si nettement visible à l'état normal (fig. 10).

Le plus souvent, les sacs polliniques montrent tous les stades possibles d'atrophie : ils peuvent se réduire à l'assise épidermique entourant une grande masse protoplasmique indifférenciée, qui

Digitized by Google

représente sans doute l'amas des cellules mères des grains de pollen arrêtées de bonne heure dans leur évolution, ou bien ils peuvent posséder seulement une cavité allongée en forme de fente étroite. La plupart des étamines n'offrent pas trace d'assise mécanique et, si on en trouve, c'est plutôt par régions irrégulièrement placées. Enfin, quand les grains de pollen arrivent à leur complet développement ils ne présentent aucune trace d'hypertrophie, contrairement à ce qui a lieu pour les cellules végétatives de l'anthère, comme Molliard (1) l'a déjà fait remarquer dans d'autres galles. Nous pensons, avec cet auteur. que les cellules sexuelles sont incapables de s'adapter à de nouvelles fonctions une fois que leur différenciation est commencée.

La *fleur femelle* centrale subit aussi d'importantes modifications dans son pédoncule et dans son pistil.

Le *pédoncule* reste court et s'épaissit (0,8 mill. de diamètre au lieu de 0,3 ; comparer les figures 18 et 19, N et A), l'accroissement en épaisseur entraînant la production, dans la région centrale, de nombreux méats (*mt*, en A_1, fig. 21) séparés les uns des autres par des cellules ovoïdes. L'hypertrophie de la région médullaire écarte les faisceaux libéro-ligneux : ceux-ci se disposent irrégulièrement, s'arrondissent et ne présentent qu'un nombre limité de vaisseaux de bois *flb*, à large section. Plus à l'extérieur, les cellules corticales *ec* prennent des cloisons radiales et tangentielles et s'isolent un peu les unes des autres. Enfin, on retrouve des cloisons identiques dans les cellules du collenchyme *co* qui deviennent assez grandes, tout en restant serrées les unes contre les autres. Quant aux cellules épidermiques *ep*, elles acquièrent des parois externes très minces par rapport à l'épaisseur normale (comparer les figures 20 et 21).

Le *pistil* anormal de la fleur femelle est en général allongé, son diamètre égalant à peu près celui du pédoncule déformé (fig. 12). Par des sections pratiquées à divers niveaux, depuis la base de l'ovaire jusqu'au sommet (fig. 23 à 25, A, A′, A″), on se rend compte que les trois loges de la capsule, régulières au voisinage du pédoncule, deviennent vite inégales de taille et qu'elles se

(1) M Molliard : *Recherches sur les cécidies florales* (Ann. Sci. nat., Paris, Bot., (8) t. 1, 1895, p. 150).

Digitized by Google

fusionnent au fur et à mesure que les cloisons s'atrophient (A', A''). Aussi en résulte-t-il que la déhiscence suivant les lignes placentaires ne peut se produire.

De plus, la répartition des fibres radiales *tm* (en N, fig. 22), qui

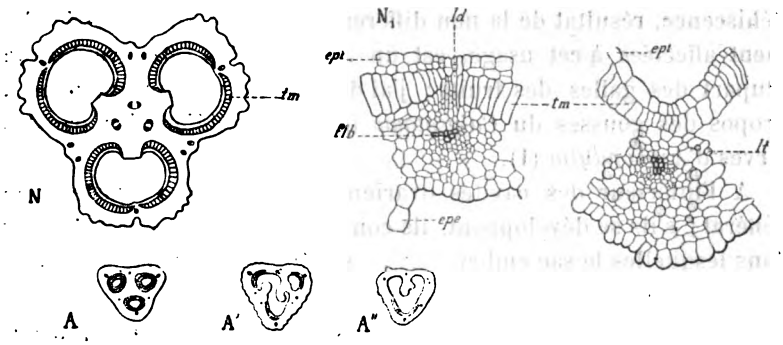


Fig. 22 (N). — Coupe transversale schématique du pistil d'une fleur femelle d'*Euphorbia Cyparissias* (gr. 15).

Fig. 23, 24, 25 (A, A', A''). — Schémas de trois sections pratiquées à des hauteurs différentes au travers d'un pistil anormal (gr. 15).

Fig. 26, 27 (N_1, A_1). — Coupes perpendiculaires à la ligne de déhiscence *ld*, dans une paroi normale et une paroi anormale (gr. 150).

flb, faisceau libéro-ligneux médian ; *lt*, cellules laticifères ; *tm*, tissu mécanique ; *epe*, *epi*, épidermes.

constituent la majeure partie (1) du tissu mécanique autour de chaque loge, perd bien vite sa régularité et on peut même en rencontrer çà et là des paquets isolés.

D'ordinaire, les fibres radiales du péricarpe (*tm*, en N_1, fig. 26) sont allongées, peu épaissies, serrées les unes contre les autres et séparées de la cavité du fruit par un épiderme *epi* souvent abondamment cloisonné au niveau de la nervure médiane ; la ligne de déhiscence *ld* comprend à cet endroit plusieurs files radiales de petites cellules allongées.

Le tissu mécanique de la paroi de la capsule anormale de la galle (*tm*, en A_1, fig. 27) se différencie peu et ne se lignifie pas ; il

(1) Nous laissons de côté, en raison de leur faible importance, les fibres ligneuses dont la direction est perpendiculaire au plan de la section : elles accompagnent du côté externe les fibres radiales et jouent un certain rôle dans la déhiscence de la capsule. La partie externe du péricarpe, formée de parenchyme mou, n'a aucune influence dans l'acte de la déhiscence.

Digitized by Google

comporte des cellules larges, courtes, irrégulières, formant autour de la loge un anneau complet (A, fig. 23). Il n'y a pas trace de ligne de déhiscence (A_1, fig. 27) en face du faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane qui se montre réduite, irrégulière et entourée par un assez grand nombre de cellules laticifères *lt*. Cette absence de déhiscence, résultat de la non différenciation des cellules spécialement affectées à cet usage, est un fait que l'on retrouve dans la plupart des galles des fruits ; j'ai déjà étudié un cas analogue à propos des gousses du *Calycotome intermedia* déformées par des larves d'*Asphondylia* (1).

A l'intérieur des cavités ovariennes, les ovules avortent en général ; s'ils se développent, ils constituent des masses informes dans lesquelles le sac embryonnaire se différencie parfois un peu, ses noyaux disparaissant sans qu'il y ait fécondation.

En somme, la présence des larves de *Perrisia capsulæ* au voisinage des fleurs mâles et de la fleur femelle contenues dans l'involucre entraîne des phénomènes de *castration parasitaire indirecte*, au sens indiqué par Giard (2).

Euphorbia Pithyusa L.

Les petites cécidies verdâtres que l'on trouve sur cette Euphorbe dérivent encore de l'hypertrophie de l'involucre : elles sont beaucoup plus allongées que les précédentes (7 à 15 millimètres de longueur et 2 à 3 millimètres de largeur à la base) ; semblables à de petites cornes légèrement courbées (fig. 28), elles se rétrécissent peu à peu depuis la région basilaire jusqu'à l'extrémité effilée qui porte de petites masses irrégulières représentant les nectaires. Ces nectaires sont parfaitement conservés dans les cécidies parasitées ou arrêtées dans leur développement (fig. 30). La surface des galles est rugueuse et sillonnée d'un grand nombre de fines côtes longitudinales. Enfin, chaque galle est enveloppée à la base par deux bractées qui sont un tiers environ plus longues que les bractées normales et presque deux fois aussi larges.

(1) C. Houard : *Sur quelques Zoocécidies nouvelles récoltées en Algérie* (Rev. gén. bot., Paris, t. 13, 1901, p. 36, fig. 19 et 20).

(2) A. Giard : *La castration parasitaire, nouvelles recherches* (Bul. sci. France Belgique, Paris, t. 19, 1888, p. 39).

Digitized by Google

La cavité interne de la galle est spacieuse, lisse, délimitée par des parois épaisses et ligneuses (fig. 29) ; le fond est occupé par un petit mamelon qui représente le pédoncule atrophié de la fleur femelle ; enfin, l'orifice supérieur, très étroit, est obstrué par quelques petits poils. Quand la galle se dessèche, elle devient marron et présente souvent sur le côté et assez près de la pointe un petit trou d'éclosion d'un demi-millimètre de diamètre.

J'ai recueilli cette galle sur la côte orientale de la Corse, à Vivario et à Santa-Severa (1), dans la première quinzaine de septembre 1901. Elle est connue également en Sardaigne : Cecconi (2) la signale aux environs de Cagliari (3) et la rapporte à l'action du *Dasyneura capsulæ* décrit par Kieffer.

Déjà, en avril 1900, j'avais rencontré aux environs de Saint-Denis-du-Sig (Algérie) une cécidie corniculée, semblable à celle de l'*Euphorbia Pithyusa*, sur une Euphorbe sèche, en mauvais état, de spécification impossible (4). C'est peut-être la même cécidie qui a été récoltée en Algérie et en Espagne par M. A. Olivier sur une Euphorbe indéterminée (5).

Fig. 28 (*a*). — Aspect extérieur de la cécidie de l' *Euphorbia Pithyusa* (gr. 1,5).
Fig. 29 (*b*). — Section longitudinale de la même galle (gr. 1,5).
Fig. 30 (*c*). — Vue d'une cécidie parasitée (gr. 1).

Anatomie : Les cécidies de Corse présentent la même structure histologique que celles de l'*Euphorbia Cyparissias*, mais en raison

(1) C. Houard : *Sur deux Zoocécidies recueillies en Corse* (Paris, Bul. soc. ent., 1902, p. 36-37, fig. 1, *a*, *b*, *c*) ; *Simple liste de Zoocécidies recueillies en Corse* (Marcellia, Padova, t. 1, 1902, p. 92).

(2) G. Cecconi : *Zoocecidi della Sardegna raccolti dal Prof. F. Cavara* [*seconda contribuzione*] (Modena, Staz. sper. agr. ital., t. 34, 1901, p. 1031, n° 4).

(3) Des échantillons provenant de cette localité ont été distribués par A. Trotter et G. Cecconi dans leur *Cecidotheca italica* (1902, fasc. VII, n° 160).

(4) C. Houard : *Zoocécidies recueillies en Algérie* (Paris, C.-R. ass. franç. avanc. sci., 2e partie, 1901, p. 703).

(5) J. Kieffer : *Synopsis des Zoocécidies d'Europe* (Paris, Ann. soc. ent., t. 70, 1901, p. 316).

Digitized by Google

de l'époque avancée à laquelle la récolte fut faite l'état de sclérification y est un peu plus accentué.

Une forte zone scléreuse occupe, en effet, la majeure partie de la section de la paroi en dedans des faisceaux vasculaires, comme dans la cécidie précédente. Les fibres y sont courtes : elles ont 40 μ de diamètre au maximum et des membranes épaisses de 9 ou 10 μ, munies de larges ponctuations. Çà et là on retrouve encore trace du cloisonnement actif qui leur a donné naissance. Cette couche scléreuse s'étend jusqu'aux cellules de l'épiderme interne ; ces dernières sont régulières, presque isodiamétriques et à parois cellulosiques bien rectilignes.

Les faisceaux libéro-ligneux de la paroi de la galle comprennent un assez grand nombre de vaisseaux de bois très comprimés ; en dehors de ces faisceaux le parenchyme cortical est formé de cellules aplaties.

Les cellules de l'épiderme externe sont nombreuses, irrégulières de taille et de forme, non lignifiées, à surface munie d'une grosse papille obtuse. Près de la pointe de la galle corniculée, elles se transforment en de courts poils à extrémité épatée et dure, ce qui rend la surface de la paroi très rugueuse.

Peu d'éléments lignifiés se rencontrent dans la région effilée de la galle ; les fibres si abondantes ailleurs manquent ; enfin, les cellules des tissus qui enveloppent les faisceaux sont comprimées les unes contre les autres et à parois extrêmement sinueuses.

Euphorbia Esula L.

Les tiges florifères de cette Euphorbe présentent des cécidies ressemblant beaucoup à celles que possède l'*Euphorbia Cyparissias* et que nous avons décrites plus haut ; elles furent recueillies par Massalongo (1) à Ferrare en 1893 et signalées également à Lavezzola par Baldrati (2).

(1) C. Massalongo : *Entomocecidii nuovi o non ancora segnalati nella flora italica* (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1893, p. 428-429, n° 2) ; *Le Galle nella Flora italica* [*Entomocecidii*] (Verona, Mem. Acc. agric., (3) t. 69, 1893, p. 251-252, n° 202).

(2) J. Baldrati : *Appunti di cecidiologia* (Nuovo Giorn. bot. ital., Firenze (2), t. 7, p. 46, n° 98).

Digitized by Google

Conclusions

En résumé, sous l'influence des larves du *Perrisia capsulæ*, l'involucre et l'inflorescence des Euphorbes subissent les modifications principales suivantes :

1° *Hypertropie générale de l'involucre qui se transforme en une galle presque close semblable à une petite bouteille ou à une corne recourbée ;*

2° *Apparition dans la paroi épaissie de l'involucre d'une couche scléreuse protectrice et d'une couche nourricière (aux dépens des cellules situées sous l'épiderme interne) ;*

3° *Phénomènes de castration parasitaire indirecte dans l'inflorescence : atrophie des sacs polliniques des fleurs mâles et absence de différenciation dans les ovules de la fleur femelle ;*

4° *Arrêt dans la différenciation de la paroi du fruit : assises mécaniques peu développées et ligne de déhiscence absente.*

Laboratoire de Botanique de l'Université de Paris.

Digitized by Google

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR LES

MATIÈRES DE RÉSERVES DES ARBRES

(*Deuxième Mémoire*)

par M. LECLERC DU SABLON (*fin*).

Expériences sur la décortication annulaire

Les expériences faites sur les arbres se développant normalement nous renseignent dans une certaine mesure sur les migrations des matières de réserve. En opérant une décortication annulaire à peu près à la hauteur du collet, on interrompt la circulation libérienne entre la tige et la racine. Les modifications qui en résultent dans la répartition des réserves fournissent de nouveaux documents sur la formation et la migration des réserves hydrocarbonées.

J'ai opéré sur le Poirier, le Cognassier et le Fusain du Japon. Les décortications ont été faites sur un certain nombre d'arbres âgés d'environ 3 ou 4 ans, tandis que des arbres comparables étaient laissés intacts. Une première série de décortications a été faite le 9 février, avant le départ de la végétation et une seconde série le 8 mai, lorsque les premières pousses étaient déjà formées. Puis, à intervalles plus ou moins réguliers, les arbres décortiqués étaient récoltés et analysés comparativement à des arbres laissés intacts et récoltés en même temps. L'expérience a pris fin au mois de décembre; à cette époque, en effet, la plupart des arbres décortiqués non encore récoltés étaient morts ou commençaient à se dessécher. L'expérience aurait duré plus longtemps si j'avais opéré sur des arbres plus âgés.

J'ai effectué les dosages comme dans les cas précédents, c'est-à-dire en évaluant séparément les sucres, les matières amylacées solubles et les matières amylacées insolubles. La distinction de ces

Digitized by Google

trois catégories de réserves hydrocarbonées n'ayant donné aucun renseignement nouveau, et la proportion relative de chacune d'elles étant à peu près la même que dans le cas des arbres intacts déjà étudiés, il m'a paru inutile de donner le détail des dosages et je me suis borné à indiquer le total des réserves qui montre d'une façon bien nette l'influence de la décortication.

Poirier. — Les tableaux 20, 21 et 22 indiquent les résultats obtenus avec les racines, les tiges et les feuilles du Poirier. La première colonne verticale donne la somme des réserves hydrocarbonées pour les arbres non décortiqués, la seconde pour les arbres décortiqués le 9 février, et la troisième pour les arbres décortiqués le 8 mai ; les nombres qui sont sur une même ligne horizontale se rapportent aux arbres récoltés le même jour.

Tableau 20 (Racine)

	Non décortiqués	Décortiqués le 9 février	Décortiqués le 8 mai
18 février	30.3		
13 avril	22.4	25.6	
16 juin.....	27.9	27.9	17.5
4 août	29.2	26.5	18.3
24 septembre ..	33.8	19.3	21.4
1 décembre ...	29.3	17.4	17.5

Tableau 21 (Tige)

18 février	23.0		
13 avril	21.3	18.3	
16 juin	23 7	29.5	29.0
4 août	24.7	33.2	27.0
24 septembre...	25.7	29.1	29.5
1 décembre ...	25.4	25.9	25.8

Tableau 22 (Feuille)

13 avril	18.6	17.9	
16 juin	18.8	24.6	26.2
4 août	18.3	25.3	25.0
24 septembre...	16.7	27.7	28 6

En examinant la première colonne verticale on constate d'abord que les arbres non décortiqués qui ont servi de témoin se conduisent suivant la règle établie précédemment, c'est-à-dire que leurs réserves passent par un maximum en automne et un minimum au printemps. Il en est tout autrement pour les arbres décortiqués.

Examinons d'abord le cas des décortications faites le 9 février. Deux mois après, le 13 avril, lorsque les bourgeons s'ouvrent, les

Digitized by Google

arbres décortiqués ont des racines plus riches en réserves et des tiges plus pauvres que les arbres témoins, ce qui confirme bien ce fait que, vers la fin de l'hiver, il y a une migration de réserves des racines vers les tiges; de plus, cette expérience montre que la migration s'effectue au moins en partie par le liber ; à ce moment, le liber conduit donc une sève ascendante.

Après le mois d'avril, les choses changent; les racines des arbres décortiqués s'appauvrissent rapidement en réserves hydrocarbonées tandis que les tiges s'enrichissent beaucoup plus que dans les arbres témoins. Ce résultat est très facile à interpréter. Les feuilles assimilent en effet le carbone de l'atmosphère, élaborent des réserves hydrocarbonées qui au lieu de se répandre dans toute la plante restent confinées dans les organes supérieurs à l'anneau de décortication. Et ceci montre même que le liber joue un rôle important dans le transport des réserves hydrocarbonées.

C'est au mois d'août que les réserves des tiges décortiquées passent par leur maximum. Au mois de décembre, les réserves ont notablement diminué et ne sont pas plus abondantes que dans les arbres témoins. Ce résultat n'est pas la conséquence d'une migration vers les racines qui, d'ailleurs, sont de plus en plus pauvres. On peut se l'expliquer par la transformation partielle des matières amylacées en cellulose inattaquable par les acides ou mieux encore par un commencement de dépérissement de la tige.

Le tableau 22 montre que les feuilles des arbres décortiqués renferment des matières de réserves beaucoup plus abondantes que les feuilles des arbres témoins. Les hydrates de carbone élaborés par la chlorophylle, ne pouvant s'écouler vers la racine isolée par la décortication ni vers la tige qui en est en quelque sorte saturée, s'accumulent dans la feuille.

Les choses se passent d'une façon un peu différente dans les arbres décortiqués le 8 mai, c'est-à-dire après la migration des réserves de la racine vers la tige. En juin et en août, les réserves de la racine sont beaucoup moins abondantes dans les arbres décortiqués le 8 mai que dans les arbres décortiqués en février et que dans les arbres témoins. Ce résultat est facile à expliquer, la décortication ayant été faite après la migration des réserves de la tige vers la racine et avant que les réserves n'aient été élaborées par les feuilles en quantités suffisantes pour se répandre dans les

Digitized by Google

diverses parties de la plante. On se rappelle, en effet, que c'est en avril ou mai que les réserves passent par un minimum dans les racines. Les tiges et les feuilles se conduisent à peu près comme dans les arbres décortiqués en février.

J'ai répété ces expériences de décortication pendant deux années de suite, en 1903 et en 1904; à part des détails peu importants, les résultats ont été les mêmes. Les chiffres que j'ai donnés sont relatifs aux expériences de 1904.

Les courbes des figures 8 et 9 sont la traduction graphique des

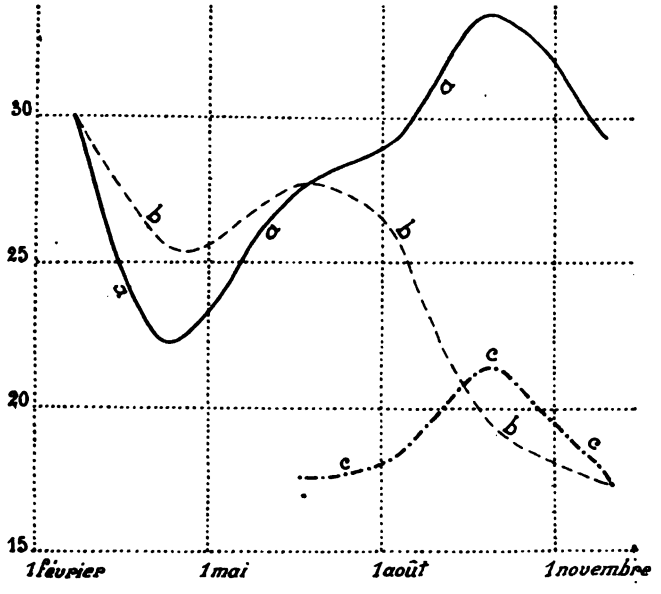


Fig. 8 — Courbes représentant les variations des hydrates de carbone dans les racines de Poirier : *a*, sans décortication annulaire ; *b*, avec décortication annulaire opérée en février ; *c*, avec décortication opérée en mai.

tableaux 20 et 21. Chaque figure renferme trois courbes, l'une relative aux arbres témoins, la seconde aux arbres décortiqués en février et la troisième aux arbres décortiqués en mai. Les deux premières courbes partent du même point correspondant au mois de février, époque de la décortication. La troisième courbe, relative aux arbres décortiqués en mai, doit se confondre avec celle des arbres témoins jusqu'au moment de la décortication, mais il m'a

Digitized by Google

paru inutile de la prolonger en deçà du point correspondant au 16 juin.

Au point de vue des apparences extérieures, les parties aériennes des arbres décortiqués différaient des arbres témoins par une vigueur moindre et surtout par une coloration moins intense des feuilles. Ce dernier fait semble en contradiction avec la quantité considérable de réserves accumulées dans les feuilles. Il n'en est rien cependant ; on peut très bien supposer que, dans les arbres

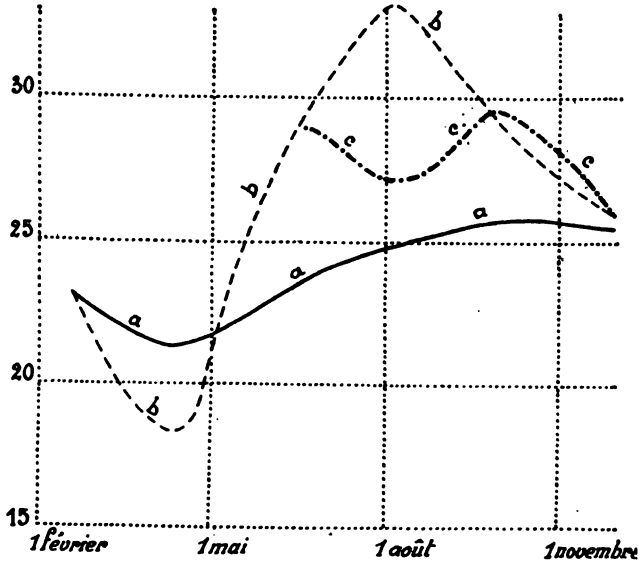


Fig. 9. — Courbes représentant les variations de réserves hydrocarbonées dans les tiges de Poirier : *a*, sans décortication annulaire ; *b*, avec décortication annulaire opérée en février ; *c*, avec décortication annulaire opérée en mai.

décortiqués, la chlorophylle soit moins abondante et l'assimilation moins intense, bien que les réserves existent en plus grande proportion. On sait en effet que dans les plantes normales les réserves élaborées dans les feuilles s'écoulent immédiatement vers la tige et les racines, ce qui ne peut avoir lieu lorsque les racines sont isolées par une décortication. La diminution de la chlorophylle indique même une sorte d'autorégulation de l'assimilation du carbone, la chlorophylle diminuant lorsque les feuilles et les tiges sont saturées d'hydrates de carbone. Il serait intéressant de vérifier cette

Digitized by Google

manière de voir par la mesure directe des échanges gazeux ; on constaterait sans doute que l'assimilation est moins intense dans les feuilles des arbres décortiqués que dans les arbres témoins.

Les racines des arbres décortiqués sont faciles à reconnaître à l'absence de jeunes radicelles. C'est donc avec les matériaux venus des tiges et des feuilles, plus qu'avec ses propres réserves que l'appareil radiculaire se développe au printemps.

Le dosage de l'azote n'a pas donné des résultats aussi instructifs que celui des réserves hydrocarbonées. Dans les tiges et les racines, la proportion d'azote dosé par la chaux sodée est à peu près la même dans les plantes qui ont été décortiquées que dans celles qui ne l'ont pas été. Dans les feuilles, au contraire, la proportion d'azote est fortement réduite par la décortication ; ainsi le 15 octobre, les feuilles des arbres décortiqués en février renferment 0,70 °/₀ d'azote, tandis que les feuilles des arbres témoins en renferment 1,26 °/₀. Pour se rendre un compte suffisant de l'influence de la décortication sur les matières azotées, il faudrait faire des dosages plus circonstanciés et doser à part les différents composés azotés.

J'ai recherché aussi l'influence de la décortication annulaire sur la répartition de l'eau. Les tableaux 23, 24 et 25, indiquent la proportion d'eau renfermée respectivement dans les racines, les tiges et les feuilles des arbres non décortiqués, décortiqués le 9 février et décortiqués le 8 mai. Les courbes des figures 10 et 11 se rapportent respectivement aux racines et aux tiges.

Tableau 23 (Racine)

	Non décortiqués	Décortiqués le 9 février	Décortiqués le 8 mai
17 février.....	80		
13 avril.....	109	88	
16 juin.....	80	78	100
4 août.....	78	101	110
24 septembre...	67	139	131
1 décembre....	76	129	222

Tableau 24 (Tige)

17 février.....	79		
13 avril.....	108	96	
16 juin.....	82	69	65
4 août.....	76	68	70
24 septembre ..	71	81	78
1 décembre....	80	72	72

Digitized by Google

Tableau 25 (Feuilles)

13 avril.....	166	167	
16 juin.....	94	84	53
4 août	81	75	76
24 septembre...	96	89	90

La proportion d'eau dans les racines des arbres décortiqués est d'abord plus faible que dans les arbres témoins, puis à partir du mois de juillet devient notablement plus forte. Si l'on compare la figure 10 à la figure 8 on voit que la richesse en eau est inverse de la richesse en réserves hydrocarbonées. Au mois d'avril, lorsque

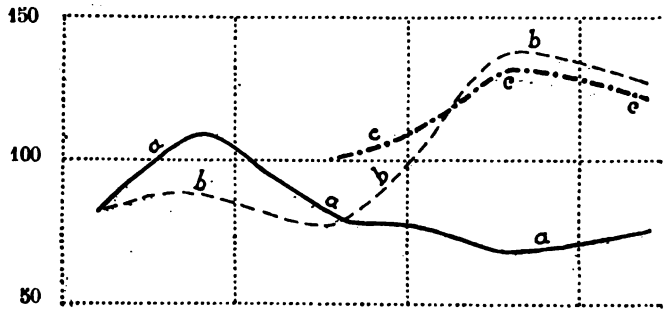


Fig. 10. — Courbes représentant les variations de l'eau dans les racines de Poirier : *a*, sans décortication annulaire; *b*, avec décortication annulaire opérée en février; *c*, avec décortication opérée en mai.

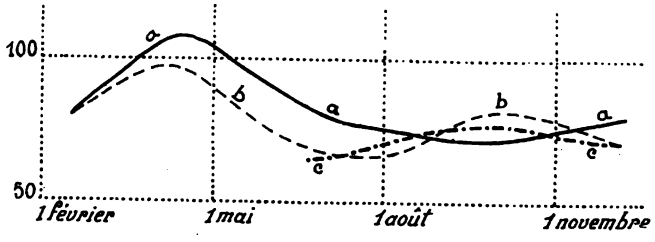


Fig. 11. — Courbes représentant les variations de l'eau dans les tiges de Poirier : *a*, sans décortication annulaire; *b*, avec décortication annulaire opérée en février ; *c*, avec décortication annulaire opérée en mai.

les réserves sont retenues dans les racines par la décortication, l'eau devient moins abondante dans ces mêmes racines ; à partir du mois d'août au contraire, lorsque les racines des arbres décortiqués deviennent très pauvres en réserves, l'eau s'y accumule. Dans le même ordre d'idées, remarquons que le 16 juin, les racines

Digitized by Google

des arbres décortiqués en mai renferment notablement plus d'eau que celle des arbres non décortiqués ou décortiqués en février, nous venons de voir que c'est exactement l'inverse qui a lieu pour la proportion des réserves hydrocarbonées. L'influence de la décortication sur la proportion d'eau dans la tige est bien moindre que dans la racine. Dans les feuilles, la proportion d'eau est moindre pour les arbres décortiqués que pour les arbres témoins.

Cognassier. — Les tableaux 26, 27 et 28, composés respectivement comme les tableaux 20, 21 et 22, indiquent la proportion des réserves hydrocarbonées renfermées dans les racines, les tiges et les feuilles de Cognassiers non décortiqués, décortiqués le 9 février et décortiqués le 8 mai. Les courbes des figures 12 et 13 sont la traduction graphique des tableaux 26 et 27.

Tableau 26 (Racine)

	Non décortiqués	Décortiqués le 9 février	Décortiqués le 8 mai
18 février	25.6		
13 avril	21.9	23.8	
13 juin	19.9	18.8	18.0
4 août	24.2	15.5	15.7
24 septembre ..	26.4	21.7	16.8
1 décembre ...	25.3	14.6	14.7

Tableau 27 (Tige)

18 février	22.0		
13 avril	18.4	19.5	
13 juin	22.0	24.7	25.1
4 août	20.3	25.3	22.6
24 septembre ..	22.6	23.2	20.5
1 décembre	22.7	21.4	17.6

Tableau 28 (Feuille)

13 avril	13.0	13.2	
13 juin	11.7	16.8	15.8
4 août.	9.7	15.8	16.9
24 septembre...	12.3	15.6	13.4

On peut faire sur le Cognassier à peu près les mêmes remarques que sur le Poirier. Les racines des arbres décortiqués en février renferment d'abord plus de réserves que celles des arbres témoins ; mais lorsque les feuilles sont complètement développées, les racines des arbres décortiqués renferment beaucoup moins de réserves. La tige de ces mêmes arbres décortiqués en février ren-

Digitized by Google

ferme dès le mois d'avril un peu plus de réserves que la tige des arbres témoins. Cette différence peut s'expliquer par deux raisons : d'abord, au mois d'avril, les feuilles du Cognassier sont plus développées que celles du Poirier, et ont déjà assimilé ; en second lieu,

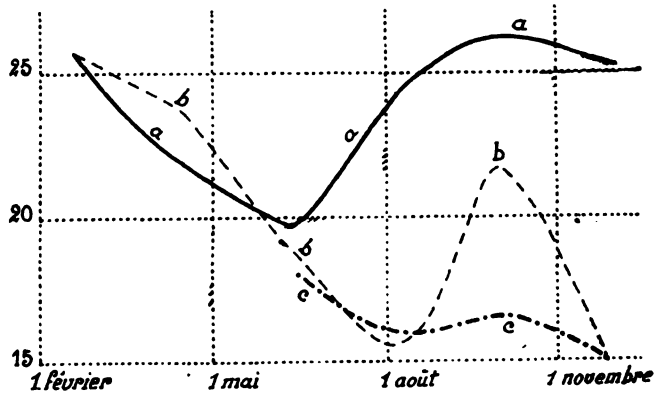


Fig. 12. — Courbes représentant les variations des réserves hydrocarbonées dans les racines de Cognassier : *a*, sans décortication annulaire ; *b*, avec décortication annulaire opérée en février ; *c*, avec décortication annulaire opérée en mai.

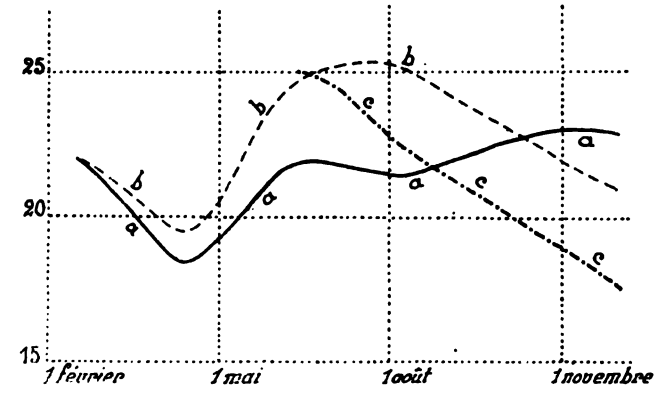


Fig. 13. — Courbes représentant les variations des réserves hydrocarbonées dans les tiges de Cognassier : *a*, sans décortication annulaire ; *b*, avec décortication annulaire opérée en février ; *c*, avec décortication annulaire opérée en mai.

j'ai constaté, en étudiant les variations des réserves dans le Cognassier, que la migration des matières amylacées de la racine vers la tige est très faible ; le fait d'avoir empêché cette migration en opé-

Digitized by Google

rant une décortication annulaire ne doit donc pas abaisser la proportion des réserves dans les tiges décortiquées. A part cette différence les choses se passent comme dans le Poirier.

Dans l'étude des arbres décortiqués en mai, on retrouve une preuve qu'au printemps la migration des réserves de la racine vers la tige du Cognassier est très faible. La racine de l'arbre décortiqué le 8 mai, après la migration, renferme en effet à peine moins de réserves que la racine de l'arbre décortiqué en février ; la différence est seulement de 0,8 °/₀ ; pour le Poirier, au contraire, la différence est de 10,4 °/₀.

Comme dans le Poirier, les feuilles des arbres décortiqués, bien que moins vertes que celles des arbres témoins, renferment toujours une quantité de réserves beaucoup plus grande.

Les expériences que je viens de citer ont été faites en 1903 ; j'en ai fait dans les mêmes conditions en 1904 et les résultats, à quelques détails près, ont été les mêmes.

Fusain du Japon. — Je n'ai fait sur le Fusain du Japon qu'une seule série d'expériences en 1904. Les décortications ont été opérées le 8 février et le 19 mai, et les récoltes ont été faites du mois de juillet au mois de janvier de l'année suivante. Les arbres décortiqués se reconnaissaient facilement à la teinte pâle de leurs feuilles. Le bourrelet qui se formait au-dessus de la région décortiquée était beaucoup plus gros que dans le Poirier et le Cognassier. Après le mois de janvier, tous les arbres décortiqués ont commencé à se dessécher. L'expérience aurait certainement duré plus longtemps si j'avais opéré sur des arbres de gros diamètre ; mais la partie ligneuse mise à nu par la décortication n'avait guère plus d'un centimètre de diamètre, on conçoit donc que le tissu ligneux ne soit pas resté longtemps vivant. Les tableaux 29, 30 et 31 indiquent les variations des réserves dans la racine, la tige et la feuille.

Tableau 29 (Racine)

	Non décortiqués	Décortiqués le 8 février	Décortiqués le 19 mai
5 juillet.....	19.2	13.9	14.6
20 août.....	13.6	11.1	10.8
15 octobre	20.6	11.6	10.4
6 décembre ...	17.9	10.5	10.3
25 janvier.	24.5	10.0	9.7

Digitized by Google

Tableau 80 (Tige)

5 juillet.	17.0	33.2	25.5
20 août	15.2	23.9	24.9
15 octobre	19.7	28.2	29.6
6 décembre ...	19.0	26.8	25.5
25 janvier.....	19.9	26.7	24.6

Tableau 81 (Feuille)

5 juillet.....	18.6	32.6	35.4
20 août.....	11.5	23.2	27.0
15 octobre.....	20.7	39.0	38.1
6 décembre ...	16.0	30.5	28.9
25 janvier.....	16.8	33.2	33.5

On voit que, pendant la période étudiée, les choses se passent comme pour les arbres à feuilles caduques. La décortication empêche les réserves élaborées dans les parties vertes de passer dans la racine. Dans les arbres décortiqués, et quelle que soit l'époque de la décortication, les réserves sont beaucoup plus abondantes dans les tiges et dans les feuilles et beaucoup moins abondantes dans les racines que dans les arbres laissés intacts.

En opérant une décortication le 19 novembre, j'ai mis en évidence l'importance de l'assimilation pendant la période hibernale de vie ralentie. L'arbre décortiqué à cette époque renfermait en effet le 25 janvier respectivement 15, 6 °/₀, 21, 8 °/₀ et 16, 5 °/₀ de réserves dans les racines, les tiges et les feuilles, tandis que l'arbre témoin en renfermait 24, 5 °/₀, 19, 9 °/₀ et 16, 6 °/₀. La différence est surtout grande pour la racine qui pendant plus de 2 mois avait cessé de recevoir la sève élaborée par les feuilles.

Résumé et Conclusions

Réserves hydrocarbonées des arbres à feuilles persistantes. — Les réserves hydrocarbonées des racines des arbres à feuilles persistantes que j'ai étudiés diminuent au printemps pendant la formation des nouveaux rameaux ; le minimum est atteint en été ; puis les réserves augmentent pendant la fin de l'été, l'automne et l'hiver. Le maximum a lieu au printemps au moment de l'éclosion des bourgeons. Dans la tige, les variations se font dans le même sens, mais sont beaucoup moins étendues. Les réserves sont en

Digitized by Google

général beaucoup plus abondantes dans la racine que dans la tige ; assez souvent cependant, au moment du minimum, c'est l'inverse qui a lieu ; le rôle d'organe de réserve est donc beaucoup moins net dans la tige que dans la racine.

Au point de vue qui nous occupe, les arbres à feuilles persistantes diffèrent des arbres à feuilles caduques par l'augmentation constante des réserves pendant l'hiver ; de sorte que le maximum, qui chez les arbres à feuilles caduques est en automne, au moment de la chute des feuilles, se trouve, chez les arbres à feuilles persistantes, reporté au commencement du printemps. Pendant l'hiver, en effet, la végétation est suspendue, par conséquent la dépense de réserves est faible ; d'autre part l'assimilation du carbone se poursuit et l'on sait que l'abaissement de la température affaiblit beaucoup moins l'assimilation que la respiration. Il est donc naturel que l'hiver soit pour les arbres à feuilles persistantes une période de formation de réserves.

Remarquons de plus que le minimum a lieu plus tard chez les arbres à feuilles persistantes, vers le mois d'août ordinairement; chez ces arbres, en effet, l'assimilation, qui s'effectue pendant toute l'année, est moins intense au printemps et en été que chez les arbres à feuilles caduques. On conçoit donc que, dans le cas des feuilles persistantes, le moment où le gain provenant de l'assimilation compense la perte provenant de la formation de nouveaux organes, soit atteint plus tard que dans le cas des feuilles caduques.

La proportion d'eau passe en général par un minimum en hiver, lorsque les réserves sont abondantes, et augmente ensuite au printemps au moment de la reprise de la végétation. Dans ce cas encore, la quantité d'eau dépend plus de l'état de la végétation que de l'humidité du milieu extérieur.

Expériences sur les décortications annulaires. — Les décortications annulaires pratiquées dans le voisinage du collet indiquent clairement les migrations des réserves qui s'effectuent par le liber entre la tige et la racine et confirment les recherches faites sur les plantes intactes.

A la fin de l'hiver et au commencement du printemps, les réserves de la racine montent vers les tiges par le liber ; plus tard,

Digitized by Google

au contraire, en été et en automne, les réserves descendent de la tige vers la racine.

Au commencement du printemps, les arbres décortiqués en février auront donc des racines plus riches en réserves et des tiges plus pauvres que les arbres témoins; plus tard, l'inverse aura lieu, les réserves s'accumuleront dans la tige, tandis que les racines se videront peu à peu.

Les feuilles des arbres décortiqués, bien que moins vertes que celles des arbres témoins, renferment beaucoup plus de matières de réserves. Ces expériences expliquent comment les décortications annulaires pratiquées à la base des branches des arbres fruitiers peuvent augmenter la récolte.

Conclusions générales. — En comparant les différents exemples que j'ai étudiés aussi bien parmi les arbres à feuilles caduques que parmi les arbres à feuilles persistantes, on peut chercher à se faire une idée du rôle que jouent les réserves hydrocarbonées dans le développement annuel des arbres.

Le cas le plus simple est celui des arbres à feuilles persistantes. La synthèse des réserves hydrocarbonées par l'assimilatton chlorophyllienne a lieu pendant toute l'année mais avec une intensité relativement faible et peu variable. La dépense des réserves s'effectue : 1° au printemps par la formation de nouveaux organes, et aussi pendant toute l'année par la respiration qui est plus intense en été qu'en hiver. On conçoit donc qu'au printemps les réserves diminuent, passent par un minimum, puis augmentent pendant l'été, l'automne et l'hiver, jusqu'au moment de l'éclosion des bourgeons qui correspond au maximum.

L'hiver qui est une période de repos apparent est donc ici la saison pendant laquelle la plante s'enrichit le plus en réserve. L'abaissement de la température, en réduisant la respiration beaucoup plus que l'assimilation est favorable à la formation des réserves.

Dans les arbres à feuilles caduques, l'assimilation du carbone a lieu seulement d'avril en octobre, mais pendant cette période elle est plus intense que dans les arbres à feuilles persistantes. La dépense de réserves a lieu, comme dans le cas précédent, d'abord

Digitized by Google

au printemps lors de la formation des nouvelles pousses et puis pendant toute l'année par la respiration.

Pour préciser, prenons comme type le Poirier qui a été étudié au double point de vue de l'évolution annuelle et de l'influence des décortications annulaires. En automne, au moment de la chute des feuilles, les réserves atteignent leur maximum aussi bien dans la tige que dans la racine. Puis les réserves diminuent soit par le fait de la respiration, soit parce que l'amidon se transforme en substance non dosable par les procédés que j'ai employés et notamment en cellulose. A la fin de l'hiver les réserves de la racine émigrent vers la tige où les bourgeons se préparent. Au printemps, le rapide développement des jeunes pousses, alors que l'assimilation est encore faible détermine une grande diminution des réserves qui passent par un minimum vers le mois de mai. Puis, l'assimilation devenant intense et la croissance se ralentissant, les réserves augmentent jusqu'en octobre, où elles atteignent leur maximum.

Ce qui caractérise le cas du Poirier que l'on peut considérer comme le cas normal des arbres à feuilles caduques, c'est le rôle de réserve joué par la racine. Les jeunes pousses se forment au printemps à l'aide des réserves qui sont venues de la racine où elles avaient été emmagasinés pendant la période d'assimilation de l'année précédente. Les expériences de décortications annulaires ont mis en évidence cette double migration des réserves.

Le Mélèze représente un second type de développement parmi les arbres à feuilles caduques. Les réserves y sont peu abondantes, même en automne, et diminuent sensiblement pendant l'hiver jusqu'au moment de l'épanouissement des bourgeons qui correspond au minimum ; puis les feuilles se développent très vite, l'assimilation est intense et dès la fin avril les réserves augmentent rapidement. Dans ce cas, le rôle de la tige et de la racine comme organe de réserve est réduit au minimum. On ne voit pas de période où la plante vit aux dépens des réserves accumulées l'année précédente, ou du moins cette période est limitée à la formation des bourgeons. Dès que les bourgeons sont ouverts, l'assimilation est suffisante pour nourrir la plante et lui permettre de s'accroître.

Les réserves accumulées au moment de la chute des feuilles permettent d'entretenir la respiration pendant l'hiver et de déterminer la formation des bourgeons.

Digitized by Google

Entre le cas du Poirier et celui du Mélèze que l'on peut considérer comme les deux extrêmes, se placent une série d'intermédiaires où le rôle de la racine et de la tige comme organe de réserve est plus ou moins accentué ; tel est par exemple le Fusain d'Europe.

Les conclusions que je formule ne sont d'ailleurs valables que pour les exemples étudiés. Il n'est pas douteux qu'en multipliant les recherches on ne trouverait de nouveaux types de développement physiologiques. Ce qui importe dans chaque cas particulier c'est de constater une loi simple et de pouvoir expliquer les variations des réserves par les autres caractères physiologiques ou morphologiques de la plante.

Ces recherches purement physiologiques doivent être complétées par une étude anatomique des réserves faites parallèlement aux dosages. Pour cette partie anatomique, je m'en suis rapporté aux travaux de Fischer, Mer et d'Arbaumont complétés par la note récente de Schellenberg.

Ces auteurs sont d'accord pour constater la disparition ou tout au moins la diminution de l'amidon pendant l'hiver et sa réapparition au printemps lorsque les nouvelles pousses se forment. Or en général l'analyse montre que les réserves hydrocarbonées sont plus abondantes pendant le minimum de l'amidon en hiver que pendant le maximum de l'amidon au printemps. Comme je l'ai fait remarquer au commencement de ce travail, il est facile d'expliquer cette contradiction apparente en admettant que l'amidon qui disparaît pendant l'hiver se transforme en cellulose de réserve qui au printemps revient à l'état d'amidon servant directement d'aliment à la plante. Dans certains cas, tels que le Saule que j'ai observé et la Vigne qu'a observée Schellenberg, l'étude anatomique met en évidence ce rôle de réserve que peut jouer la cellulose.

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

Digitized by Google

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE

DU *TYPHONODORUM MADAGASCARIENSE*,

TEXTILE DE MADAGASCAR,

par M. Pascal CLAVERIE.

Les *Typhonodorum* qui appartiennent à la famille des Aroïdées, tribu des Arées, sont des plantes, qui, comme beaucoup d'autres espèces de la même famille, vivent dans les marais et sur les bords des cours d'eaux boueux ; c'est dans ces endroits qu'on les trouve à Zanzibar, aux Mascareignes et à Madagascar, qui paraissent jusqu'alors l'habitat exclusif du genre.

Deux espèces seulement, d'ailleurs, sont connues actuellement, le *Typhonodorum madagascariense*, décrit par Engler, et le *T. Lindleyanum* de Schott ; et encore ces deux espèces sont elles si voisines que Brown, dans la Flore de l'Afrique tropicale d'Oliver, n'admet qu'une seule espèce, sous le nom de *T. Lindleyanum*.

Nous ne croyons pas cependant pouvoir nous rallier à cette opinion, car les caractères que nous relevons sur les échantillons avec lesquels nous avons fait les recherches que nous publions ici (tous ces échantillons, plante et filasse, ayant été adressés à M. Jumelle par M. Perrier de la Bathie) sont exactement ceux du *T. madagascariense*, et ils nous semblent assez distincts de ceux du *T. Lindleyanum* typique.

Dans ce dernier *Typhonodorum*, en effet, les feuilles, qui sont cordées, ont des lobes obtus, et les ovaires ne renferment jamais chacun qu'un seul ovule ; au contraire, dans l'espèce d'Engler, les feuilles sont à lobes aigus; en outre, les ovaires, subglobuleux, sont à 3 ou 6 loges et peuvent avoir 2 ovules.

Or cette dernière description s'applique exactement à nos échantillons; nous n'avons donc aucune raison d'admettre que, comme semble le penser Brown, ces caractères de l'espèce de Mada-

Digitized by Google

gascar soient accidentels; et c'est leur constance qui nous fait rétablir l'espèce *T. madagascariense*, dont nous allons faire l'étude morphologique, qui sera complétée par une étude de la filasse que cette plante fournit.

Cette filasse, extraite de la feuille par le procédé que nous indiquerons plus loin, est employée par les Sakalaves pour la confection de grands filets de pêche.

Ajoutons encore ici que toutes les parties de la plante contiennent un suc irritant, et qui provoque des démangeaisons.

La souche, d'autre part, est utilisée, à l'occasion, par les Sakalaves, qui la râpent, et qui, après l'avoir desséchée sur un feu doux, en retirent une fécule comestible, qui cause, malgré l'action du feu, dans la bouche, et même dans l'œsophage, un prurit spécial.

Enfin, certains animaux, tels que les sangliers, sont friands de la souche entière.

Morphologie externe

Le *Typhonodorum madagascariense*, appelé par les indigènes *vihu*, ou *mangibo*, ou *mangoka*, est une plante des terres humides, qui atteint 1 mètre 50 à 2 mètres 50 de hauteur.

De la souche partent de grandes feuilles à gaines très développées, d'où les Sakalaves retirent la filasse.

Celles de ces gaines qui sont peu éclairées prennent une coloration rosée, avec de longues bandes brunes longitudinales.

Les pétioles sont carénés sur le dos, et les limbes, lancéolés, ont à leur base deux lobes très aigus. Ces limbes peuvent avoir 30 centimètres de largeur et 60 centimètres de longueur.

De l'axe souterrain naissent en outre des spadices jaunes et dressés, enveloppés chacun par une spathe blanc-verdâtre toujours plus longue que l'inflorescence, de 40 à 50 centimètres de longueur, contournée à la base, aiguë brusquement au sommet.

Cette spathe a généralement 8 centimètres dans sa plus grande largeur; et la partie située au-dessus du spadice est convexe en dedans, à bords repliés en dehors.

On sait que, dans le genre, les spadices portent des fleurs femelles, des fleurs mâles, des staminodes et des pistillodes.

Dans notre échantillon, la partie femelle est courte (10 à 12 centimètres), cylindrique, séparée de la partie mâle par un intervalle aminci couvert d'organes femelles stériles (pistillodes).

Digitized by Google

La partie fertile mâle occupe environ une longueur de 22 à 24 centimètres, elle est aussi cylindrique; au-dessus sont les staminodes.

Dans la fleur femelle, l'ovaire est jaune ou blanc et renferme un ou deux ovules qui, dit M. Perrier de la Bathie, sont brun-verdâtre, comprimés sur le dos.

Dans la plupart des cas, un seul ovule se développe.

Nous n'avons pas vu les fleurs mâles.

Le fruit est une baie, à l'intérieur de laquelle on trouve une grosse graine, ou quelquefois deux, quand les deux ovules ont persisté.

Morphologie interne

Gaine. — Nous venons de voir que c'est de cette partie de la feuille que les indigènes extraient la filasse.

Dans une coupe transversale, nous allons nous rendre compte de la position de ces filaments, à l'intérieur du tissu. Le premier fait qui frappe, lorsque nous examinons cette coupe, c'est la présence de grandes lacunes aérifères dans toute la longueur de la gaine.

Nous aurions, du reste, presque pu le prévoir, puisque c'est le caractère ordinaire des végétaux qui habitent les sols humides et marécageux, et celui que notamment l'on a retrouvé, jusqu'alors, dans toutes les Aroïdées qui ont été étudiées parmi celles qui vivent dans ces conditions, telles que le *Calla palustris*, l'*Arum maculatum*, le *Spathiphyllum*, etc.

Ce parenchyme lacuneux occupe presque toute l'épaisseur de la gaine (fig. 1), car ce n'est qu'immédiatement au dessous de chaque épiderme, qu'on trouve une ou deux assises de cellules denses (*a*).

Les deux épidermes sont pourvus d'une cuticule très nette; l'épiderme inférieur est à cellules allongées perpendiculairement à la surface de la gaine, les cellules de l'épiderme supérieur sont au contraire allongées parallèlement à cette surface.

Nous n'avons pas vu de stomates.

Dans le parenchyme lacuneux, les faisceaux sont de deux sortes: Les uns (*F*), disséminés dans ce parenchyme, sont surtout formés d'un épais amas de fibres (*sc*), contre lequel s'applique, vers la face supérieure, un faisceau libéro-ligneux plus étroit, dont le liber

Digitized by Google

touche au sclérenchyme, et dont le bois n'est plus représenté que par une lacune, provenant de la résorption des vaisseaux (*V*).

Les autres faisceaux (*F'*) forment une rangée unique, immédia-

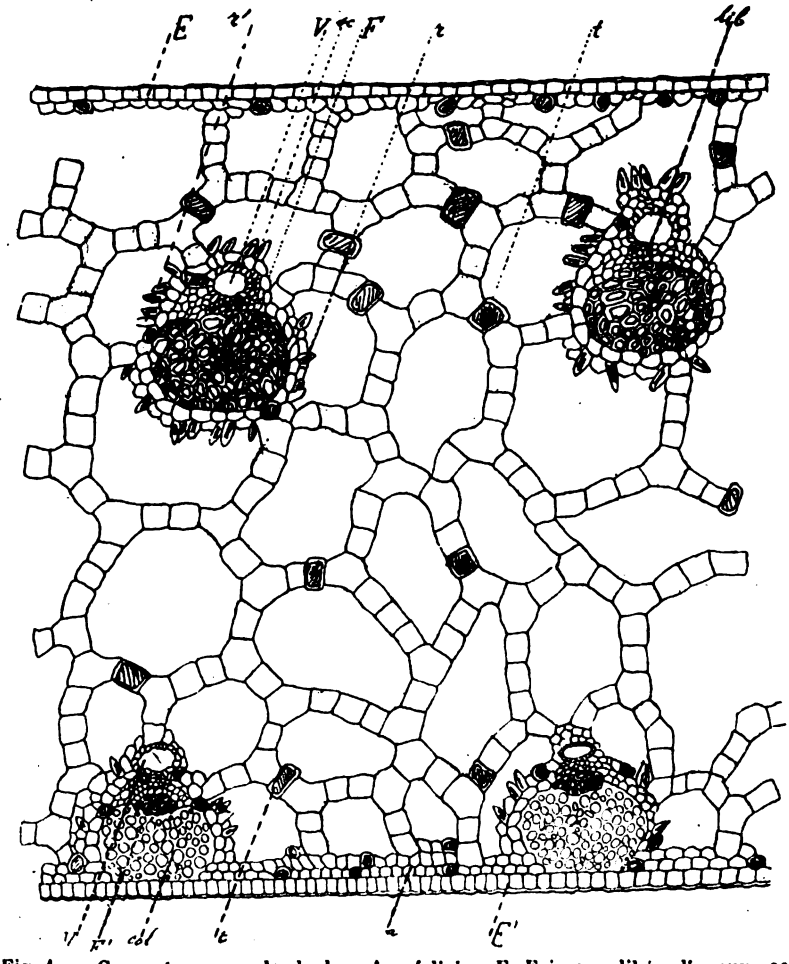


Fig. 1. — Coupe transversale de la gaine foliaire. F, Faisceau libéro-ligneux; *sc* sclérenchyme; *lib*, liber; V, vaisseau à paroi résorbée; *r*, cellule à raphides; *r'*, cellule à raphides, ayant expulsé les cristaux; *t*, cellule à tanin; *a*, cellules sous-épidermiques; F', faisceau libéro-ligneux sous-épidermique; *col*, collenchyme; E, épiderme supérieur; E', épiderme inférieur.

tement placée sous l'épiderme inférieur, chacun d'eux interrompant par conséquent, au niveau où il se trouve, les deux assises de

Digitized by Google

cellules sous-épidémiques. Le tissus de résistance n'est plus formé ici de sclérenchyme, mais surtout de collenchyme (*col*), car il se compose de cellules allongées à parois épaissies et cellulosiques.

Cependant, contre cet ilot collenchymateux se trouve, vers l'intérieur, un groupement de 10 à 20 fibres scléreuses. Ces fibres sembleraient ainsi représenter l'amas scléreux des faisceaux précédents, car c'est contre elles que se trouvent, comme dans ces faisceaux *F*, le liber et une lacune vasculaire.

En somme, ces faisceaux *F'*, seraient les faisceaux *F*, dans lesquels le sclérenchyme dorsal s'est réduit, mais, par contre, est accompagné d'un paquet de collenchyme.

Au point de vue pratique, indiquons dès maintenant que ce sont les faisceaux *F*, qui seuls constituent la filasse.

Mais, pour compléter la description de notre gaine, il nous faut encore noter la présence de cellules à tanin et de cellules à raphides.

Les cellules à tanin (*t*), sont disséminées un peu partout : dans les assises sous-épidermiques, dans la partie lacuneuse, et au voisinage des faisceaux.

Les cellules à raphides (*r*) ne se trouvent qu'autour des faisceaux, dans l'assise périphérique bordant les lacunes. Elles sont absolument semblables à celles que décrit M. Van Tieghem pour le *Colocasia antiquorum*.

On sait, en effet, que M. Van Tieghem décrit chez les Aroïdées trois sortes de ces cellules à raphides :

1° Dans le *Colocasia odora*, la cellule ne s'ouvre jamais, même au contact de l'eau.

2° Chez le *Philodendron tripartitum*, la cellule est à sommet aminci ; l'eau détermine l'ouverture de cette extrémité, par laquelle s'échappe la raphide.

3° Il en est de même pour les cellules du *Colocasia antiquorum*, où la rupture est produite par le rejet brusque de l'extrémité épaissie en forme de bouchon.

Nos cellules présentent la même structure et les mêmes phénomènes, que dans ce dernier cas ; le sommet est nettement épaissi et les raphides s'en échappent lorsqu'on examine la coupe dans l'eau.

Digitized by Google

Limbe. — Le pétiole manquait dans les échantillons que nous avons reçus. Nous n'avons donc pu l'étudier.

D'autre part, le parenchyme du limbe était trop altéré par la dessiccation pour qu'il nous ait été possible d'en relever, avec certitude, les divers caractères anatomiques.

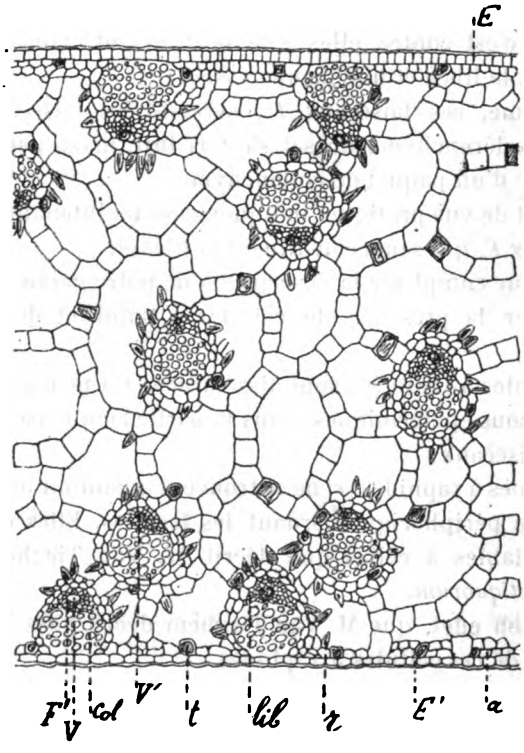


Fig. 2. — Coupe transversale de la nervure principale. E, épiderme supérieur; E', épiderme inférieur; F', faisceau libéro-ligneux; *lib*, liber; V, vaisseau à paroi résorbée; V', vaisseau à paroi conservée; *r*, cellule à raphides; *t*, cellule à tanin; *a*, cellules sous-épidermiques.

Notre examen a donc porté surtout sur la structure de la nervure principale (fig. 2).

Le principal caractère qui, immédiatement, différencie cette nervure de la gaîne est l'absence des nombreux amas de fibres que nous venons de signaler dans la partie basilaire de la feuille.

Tous les autres tissus, au contraire, sont les mêmes.

Le parenchyme est toujours lacuneux, limité, de part et d'autre,

Digitized by Google

par les assises épidermiques, contre lesquelles, sont deux à trois rangées de cellules serrées les unes contre les autres (*a*).

L'épiderme supérieur (*E*) est constitué par des cellules qui sont légèrement allongées perpendiculairement à la surface de la feuille ; au-dessous sont, de distance en distance, des paquets de collenchyme (*col*), servant d'appuis aux faisceaux libéro-ligneux (*F*). Ceux-ci comprennent des éléments libériens (*lib*) très nets, et deux à trois vaisseaux à paroi généralement bien conservée (*V'*), tandis qu'ils étaient toujours résorbés dans la gaîne.

D'autres faisceaux, absolument identiques aux premiers, sont disposés dans le tissu lacuneux, suivant quatre à cinq rangées parallèles. Ils sont accolés chacun par leur liber à un faisceau collenchymateux.

La dernière série de faisceaux est appliquée directement contre l'épiderme inférieur, interrompant donc, de loin en loin, les assises sous-épidermiques.

Au point de vue de l'orientation, les faisceaux des trois rangées les plus rapprochées de l'épiderme inférieur (*E'*) tournent leur bois vers la face supérieure de la feuille ; les autres sont disposés inversement.

On peut expliquer cette absence d'éléments fibreux dans la nervure comme l'a fait M. Van Tieghem pour l'*Homalonema* et le *Philodendron*.

Les faisceaux fibreux de la tige entrent dans la gaîne pétiolaire, où chacun d'eux possède encore un arc fibreux puissant ; mais, en pénétrant dans le pétiole, les fibres y disparaissent et sont remplacées par des cellules allongées de collenchyme.

Les autres caractères de la nervure sont ceux de la gaîne car nous trouvons encore :

1° Des cellules à tanin (*t*), disséminées dans le parenchyme lacuneux, dans les assises sous-épidermiques et, dans les assises périphériques des faisceaux ;

2° Des cellules à raphides (*r*), présentant la forme et les caractères déjà indiqués.

Quant au reste du limbe, nous avons dit tout à l'heure pour quelle raison nous n'en avons pu faire l'anatomie complète. Nous indiquerons simplement que les lacunes du parenchyme semblent toujours plus grandes du côté inférieur, que sous l'épiderme supérieur.

Digitized by Google

Les faisceaux, qui, ici, sont sur un seul rang au sein du tissu lacuneux, sont formés d'éléments libériens et de un à deux vaisseaux normaux ; ils s'appuient contre des amas de collenchyme, accolés eux-mêmes à l'épiderme inférieur du limbe.

Enfin, nous aurons achevé l'anatomie de la feuille lorsque nous aurons indiqué, dans toutes ces parties que nous venons de décrire (gaîne et nervure et parenchyme du limbe), la présence de planchers, comme on en a déjà souvent signalés dans les Aroïdées.

Ces planchers divisent les lacunes en compartiments, qui ne communiquent donc entre eux que par les petits méats triangulaires compris entre les cellules de ces sortes de cloisons. M. Van Tieghem pense que ces planchers jouent un rôle respiratoire ; ils seraient destinés à épurer l'air qui traverse les lacunes de haut en bas.

Spathe. — Une coupe dans la bractée florale laisse voir une anatomie à peu près analogue à celle du parenchyme de la feuille. Le tissu est lacuneux, et les faisceaux libéro-ligneux sont encore placés contre des éléments de collenchyme. Mais, en raison de l'épaisseur du tissu, leur unique rangée ne semble plus à peu près médiane, elle est nettement rapprochée de l'épiderme inférieur.

Tout l'espace compris entre cette assise de faisceaux et l'épiderme supérieur est occupé par de grands vides aérifères que les planchers subdivisent en étages.

On observe encore, dans la spathe, des cellules à tannin et des cellules à raphides.

Fruit et graine (fig. 3). — Le péricarpe comprend, de dehors en dedans, les couches suivantes :

1° Un épiderme (*E*) formé de larges cellules à parois épaissies ;

2° Une zone parenchymateuse (*p*) comprenant 8 à 10 assises de cellules à contours polygonaux ;

3° Quatre à cinq rangées de cellules arrondies, à parois épaissies, fortement pressées les unes contre les autres (*p'*). L'épiderme interne (*E'*) est formé de cellules allongées radialement.

Dans la graine, le tégument est constitué par quatre à cinq assises de parenchyme ordinaire (*par*), que limite extérieurement un épiderme (*e*) à cellules allongées tangentiellement.

L'albumen (*alb*) est un ensemble de grandes cellules à contours

Digitized by Google

polygonaux dont certaines, sans différer des autres par leur forme et leur dimension, contiennent des raphides. Les cellules ordinaires sont bourrées de grains d'amidon.

La forme de ces grains est un peu variable, car la plupart sont lenticulaires, mais quelques-uns sont légèrement ovoïdes. Les dimensions des premiers oscillent entre 0mm008 et 0mm012 de diamètre; les grains ovoïdes ont en moyenne 0mm009 pour petit axe et 0m011 pour grand axe.

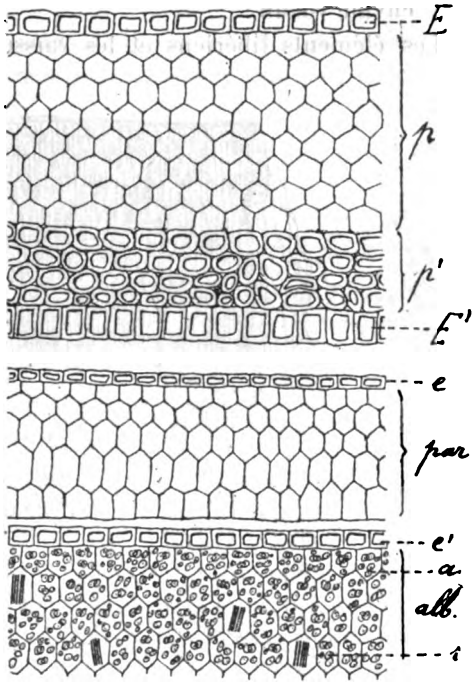


Fig. 3. — Coupe transversale du fruit et de la graine. E, épiderme externe du péricarpe; *p*, parenchyme formé de cellules à parois minces; *p'*, parenchyme composé de cellules à parois épaissies; E', épiderme interne du péricarpe; *e*, épiderme du tégument; *par*, parenchyme; *e'* épiderme de l'albumen; *alb*, albumen; *r*, cellules à raphides; *a*, grains d'amidon.

Etude de la filasse.

Comme nous l'avons annoncé au début de ce travail, les filaments utilisés par les Sakalaves pour la confection de grands filets de pêche sont retirés de la gaîne foliaire (1). L'extraction en est facile, car il suffit de rompre brusquement la gaîne, et de tirer à soi doucement (fig. 4). Les filaments apparaissent, et ils sortent facilement, pourvu qu'on les tire bien parallèlement à l'axe du limbe. Peut-être, du reste, les Sakalaves facilitent-ils quelquefois cette opération par un battage préalable.

(1) D'après M. Perrier de la Bathie, une variété qui a les gaînes rougeâtres ou noirâtres donne de meilleures fibres que celle à gaînes blanches.

Digitized by Google

Les filaments ainsi obtenus sont jaune-foncé, mais cette teinte s'éclaircit notablement par le lavage.

Une coupe transversale dans un brin du textile (fig. 5) indique qu'il est constitué par la réunion d'un certain nombre de fibres, auxquelles restent accolées généralement quelques cellules du parenchyme voisin.

Les éléments libériens et les vaisseaux du bois ont disparu.

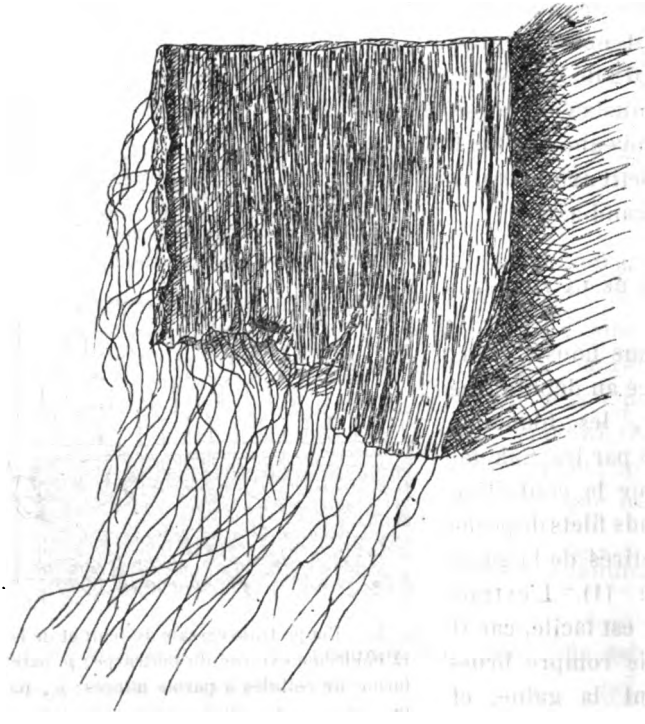


Fig. 4. — Gaine dont on a supprimé une partie du parenchyme pour montrer la disposition des filaments.

La coupe du filament fibreux (fig. 5) a sensiblement une forme ovale, déprimée à l'une des extrémités du petit axe.

Nous avons reçu de M. Perrier de la Bathie deux lots de cette filasse, l'un à l'état brut, l'autre lavé.

Ces deux lots provenaient chacun d'un seul pied, et représentaient respectivement toute la récolte de ce pied: le premier lot pesait 45 grammes, le second 65 grammes

Digitized by Google

Des coupes transversales obtenues dans les deux cas indiquent que le lavage entraîne presque tous les débris de cellules parenchymateuses qui sont restés adhérents aux éléments fibreux après l'extraction.

Dans l'un et l'autre cas, d'ailleurs, les réactions chimiques sont les mêmes.

Soumise à l'action successive de l'iode et de l'acide sulfurique, la filasse du *Typhonodorum madagascariense* prend une coloration jaune rougeâtre.

Elle se teinte, en rouge vif par la phloroglucine, en violet par la résorcine, en jaune orangé intense par le sulfate de thalline et la naphtylamine.

Le chlorhydrate d'aniline la colore en jaune.

On peut donc affirmer que cette filasse est ligneuse, comme le jute, le coir, le pite, etc.

Au point de vue pratique, nous avons cherché à déterminer la résistance de cette filasse; mais nous devons indiquer, tout d'abord, que les comparaisons entre les fibres brutes et les fibres lavées seront faites sous cette réserve que leur épaisseur n'est pas la même.

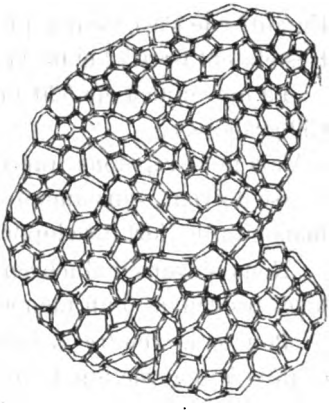


Fig. 5. — Section transversale d'un filament fibreux (filasse).

En effet, les diamètres moyens des filaments non lavés sont $0^{mm}300$ sur $0^{mm}315$, ceux des brins lavés $0^{mm}350$ sur $0^{mm}430$.

Cette différence en faveur des filaments lavés tient évidemment, indépendamment du lavage, aux dimensions de la plante productrice ; et ce qui nous confirme cette supposition, c'est que les brins bruts étaient en même temps plus courts ($0^{m}80$ à $1^{m}50$) que les filaments lavés (1^{m} à $1^{m}70$).

Nous avons vu aussi que la récolte avait été plus forte sur le pied qui a donné les filaments ayant été lavés que sur l'autre, ce qui serait une nouvelle preuve de la vigueur plus grande de la plante productrice.

Digitized by Google

Quoi qu'il en soit, un filament non lavé, ayant 0mm315 pour grand axe et 0mm262 pour petit axe, s'est rompu sous une charge de 420 grammes.

Un second a supporté 460 grammes; ses largeurs étaient 0mm316 et 0mm300.

La moyenne de résistance obtenue après quinze expériences a été de 445 grammes, le maximum étant 560 grammes, le minimum 315 grammes.

Avec les brins lavés, la résistance a été plus élevée.

Un brin, ayant 0mm265 et 0mm435, a supporté sans se rompre 900 grammes : la cassure s'est produite sous l'action de 925 grammes. Un autre ne s'est rompu que sous un poids de 1 k. 050 ; ses diamètres étaient 0mm472 et 0mm390.

La moyenne a été 820 grammes (maximum 1 k. 050, minimum 650 grammes).

Mais nous répétons que ces différences entre les deux lots de filasse doivent, sans aucun doute, être attribuées, non au lavage, mais au plus fort développement de la plante productrice.

Nous n'avons malheureusement pas eu de filaments lavés et non lavés provenant d'un même individu.

Pour nous rendre compte maintenant de l'élasticité, nous avons soumis à une traction de 700 grammes, un filament de 8 centimètres de longueur. Ce filament s'est allongé de 1 centim., mais, l'action disparaissant, il est resté à 8 cent. 1/2.

Plusieurs expériences du même genre ont donné à peu près les mêmes résultats.

La filasse est donc plutôt extensible qu'élastique.

Après cette étude des filaments, faisons, pour terminer, celle de leurs fibres élémentaires, que nous avons obtenues en chauffant un peu de filasse dans l'acide azotique ordinaire, additionné d'une trace de chlorate de potasse.

Après lavage à l'eau, les fibres se séparent. On voit alors, au microscope, qu'elles ne présentent pas le même diamètre dans toute leur longueur. Il y a des alternatives d'étranglements et de dilatations qu'on n'observe pas nécessairement, on le sait, dans toutes les fibres ainsi traitées d'autres plantes.

Leur épaisseur est fort variable; certaines ont jusqu'à 0mm045

Digitized by Google

de diamètre, d'autres ne mesurent que 0mm024 et même 0mm020. La moyenne est 0mm032.

La lumière est égale, dans la plupart des cas, aux 3/5 de l'épaisseur totale. Une fibre de 0mm040 de diamètre, par exemple, aura une cavité de 24 μ.

La longueur de ces éléments primordiaux varie entre 1mm100 et 2mm ; moyenne 1mm600.

Par la dessiccation, un gramme de filasse perd 0 gr. 10 si le textile n'a pas été lavé et 0 gr. 09 s'il a été lavé.

En résumé, la filasse du *Typhonodorum madagascariense*, dont nous avons indiqué, dans ce travail, la localisation dans la plante, le mode d'extraction, et les divers caractères histologiques, chimiques et physiques, est une filasse ligneuse, douée d'une certaine résistance. Il peut y avoir quelque intérêt à la connaître.

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*suite*).

CORNUS SANGUINEA L. (Cornouiller sanguin).

La marche que nous avons suivie dans l'étude du Chèvrefeuille était, pour ainsi dire, imposée par la nécessité de distinguer dans la structure d'une feuille, structure que l'on suppose connue dans ses traits généraux, des parties primitivement distinctes et que l'on confond souvent, ainsi que des parties primitivement semblables, et qui se distinguent plus tard par des caractères propres.

Cette première étude nous a conduits à établir avec quelque précision le mode de naissance de la feuille et le processus de son développement. Il nous reste maintenant à vérifier, sur d'autres plantes, la plus ou moins grande généralité des faits constatés dans le premier exemple. Mais il n'est pas nécessaire, pour le faire, de suivre exactement la même marche que pour le premier cas. Le contrôle des observations gagnera peut-être à ce que les faits soient présentés dans un autre ordre : en tout cas l'exposé y gagnera en rapidité.

I. Morphologie externe.

Les feuilles du Cornouiller sanguin sont opposées et dépourvues de stipules ; elles sont pubescentes, mais les poils ne se montrent pas encore dans les toutes premières feuilles ; on peut constater d'ailleurs sur ce point des différences individuelles assez notables.

Ces feuilles sont assez brièvement pétiolées ; leurs nervures

Digitized by Google

présentent une disposition régulière en forme d'arcs (feuilles curvinerves).

II. Etude du point végétatif.

Les observations ont porté sur huit points végétatifs et se sont montrées parfaitement concordantes. Je n'ai pas besoin de répéter que les coupes ont été pratiquées en séries après inclusion en paraffine.

L'une de ces coupes est représentée fig. 1, Pl. 3. Le point végétatif *S* s'étend entre les deux oreillettes formées par les deux premières feuilles *F* et *F'*. On y distingue en *S*, trois assises initiales (1, 2, 3). De la troisième se détachent, vers la base, des segments qui se différencient rapidement en éléments médullaires présentant une forme caractéristique *mo* : ce sont de grandes cellules allongées en direction longitudinale et subdivisées par de nombreuses cloisons transversales.

Cette structure particulière de la moelle s'explique très clairement si l'on considère la composition générale du sommet figuré ici. L'ensemble de la coupe représente les tissus de deux verticilles, car on voit en *F3* l'aisselle de la troisième feuille. Je n'ai que très rarement rencontré pareille condensation des segments foliaires, surtout dans les plantes à feuilles opposées, mais ce cas est général dans les différents Cornouillers que j'ai étudiés. Or, précisément, le Cornouiller sanguin se fait remarquer à l'état adulte par la longueur relative de ses entre-nœuds. Il se produit donc à un certain moment, un allongement intercalaire considérable, dont la cause efficiente doit être recherchée dans la moelle centrale. Ces grands éléments médullaires *mo*, dont chacun dérive d'une cellule médullaire primitive, comme *mo'*, espacent leurs cloisonnements intérieurs et la longueur de chaque élément se trouvant ainsi augmentée, le point végétatif se trouve soulevé en bloc en même temps que se multiplient les cloisonnements dans les régions vasculaires et corticales. Nous retrouverons des cas analogues dans d'autres plantes ; aussi le rôle très important de la moelle centrale dans la croissance première de la plante mérite-t-il d'être mis en évidence. Aucun exemple ne s'y prête mieux que celui-ci.

Feuille de gauche (*F*). — L'épiderme de cette feuille est formé d'une seule assise qui est en continuité avec la première assise du

Digitized by Google

point végétatif. En suivant la seconde assise depuis le sommet *S* jusque dans la feuille *F*, nous la trouvons également composée d'une seule épaisseur de cellules. Au sommet de la feuille, elle semble dédoublée ; à partir de la cellule *c*, le dédoublement est plus net : il se forme une zone interne *ce* et une zone externe *ci*. La zone externe reste simple dans cette coupe ; mais, pour le second segment foliaire, elle se montre en partie dédoublée dans d'autres coupes de la même série.

Ces deux zones forment l'écorce de la feuille *F* et, en se continuant dans sa partie basilaire, elles constituent l'écorce de la tige. Pour cette raison, les cellules provenant de la seconde assise initiale méritent donc bien ici, comme dans le Chèvrefeuille, le nom de *méristème cortical.*

Entre le tissu cortical supérieur *cs* et la zone corticale interne *ci*, s'étend le méristème vasculaire *v*, organisé aux dépens de cellules provenant de la troisième assise initiale. Elles forment, comme dans le Chèvrefeuille (fig. 1 et 2, Pl. 1), deux files contiguës de cellules *v* qui se prolongent jusqu'en *vr*. Ce point *vr* est situé à la base du premier segment foliaire et la forme de la cellule indique un raccordement entre la direction du méristème vasculaire dans le premier segment, de *vr* en *v*, et dans le second segment de *vr* en *v2*.

Cette dernière partie du méristème vasculaire *v2* est peu indiquée. Sur la coupe, elle se présente sous l'aspect d'une bande peu épaisse dans laquelle les parois des cellules sont à peine visibles. De *vr* jusqu'à la hauteur du pointillé *ci'*, ce méristème s'organise dans la partie latérale du deuxième segment foliaire ; mais à la hauteur du massif de cellules *ba3*, qui appartient au bourgeon axillaire de la troisième feuille, il s'interrompt. Nous savons qu'il va se raccorder avec le méristème vasculaire du segment foliaire inférieur en contournant la région des bourgeons axillaires du segment situé verticalement au-dessous de la première feuille.

A la base du premier segment, près de *vr*, la cellule *m* et les cellules voisines indiquées par un pointillé établissent la communication entre la moelle de la feuille et la moelle centrale.

Au sommet végétatif, entre ces cellules médullaires *m* et l'aisselle de la première feuille, on remarque que des cloisonnements obliques par rapport à la surface épidermique viennent subdiviser

Digitized by Google

tout un groupe de cellules entre *ba* et *m*. Ce groupe appartient au premier bourgeon axillaire *ba* qui se développe de très bonne heure dans le Cornouiller. On peut se rendre compte qu'il comprend des cellules dépendant des trois premières assises, par la direction des cloisons et la profondeur à laquelle elles pénètrent. On voit aussi que la présence de ce bourgeon influe sur la direction des cloisons qui séparent les cellules de chacune des assises 2 et 3 jusqu'auprès du point végétatif : ces cloisons, au lieu d'être normales à la surface, sont devenues obliques.

Feuille de droite, F'. — Nous nous contenterons de vérifier, dans la feuille de droite *F'*, les faits que nous avons constatés dans la feuille de gauche.

Le bourgeon axillaire *ba'* est un peu plus développé que de l'autre côté. Dans le méristème cortical, le dédoublement des deux zones est très net en *ce*, *ci*. Le méristème vasculaire *v* s'étend jusqu'en *vr* et se prolonge jusqu'en *v2* par une assise où les dédoublements sont continus et bien indiqués.

III. Naissance du méristème vasculaire différencié.

Dans la série qui a fourni la coupe précédente se trouve une préparation intéressante, fig. 19, qui montre avec précision les rapports entre les deux parties du méristème vasculaire d'une feuille. La coupe est légèrement tangentielle : pour cette raison le dédoublement cortical en *c* est situé plus bas que dans la fig. 26. En *v* on voit deux files de cellules qui forment le méristème vasculaire de la première feuille ; elle se terminent en bas, en *vr'*, et en ce point précis commencent à apparaître les éléments allongés qui constituent le méristème vasculaire *v2* du second segment foliaire et mettent en rapport la base de la première feuille avec le méristème vasculaire de la troisième.

Près des cellules *v'*, quelques éléments allongés se mettent en communication en *vba* avec le bourgeon axillaire *ba*, qui, à cause de la position tangentielle de la coupe, ne forme plus ici qu'un groupe de cellules peu important.

L'ensemble de cette coupe nous montre donc que la différenciation du méristème vasculaire est en corrélation étroite avec le développement de la feuille, et non avec celui des assises initiales. Entre

Digitized by Google

bourgeon axillaire et le point végétatif, nous n'avons à noter aucun cloisonnement analogue, ce qui devrait exister si le méristème vasculaire foliaire était une ramification de celui de la tige. Nous pouvons donc penser déjà que le méristème vasculaire est fonction de la feuille ou plus exactement du segment foliaire.

Second exemple. — Un second Cornouiller (fig. 20 et 21) nous montrera une condensation remarquable, bien que très fréquente, des premiers segments foliaires. Dans la fig. 20, on voit en *F* le sommet de la première feuille et en *F3* l'aisselle de la troisième. Il y a donc dans cet espace restreint deux segments foliaires.

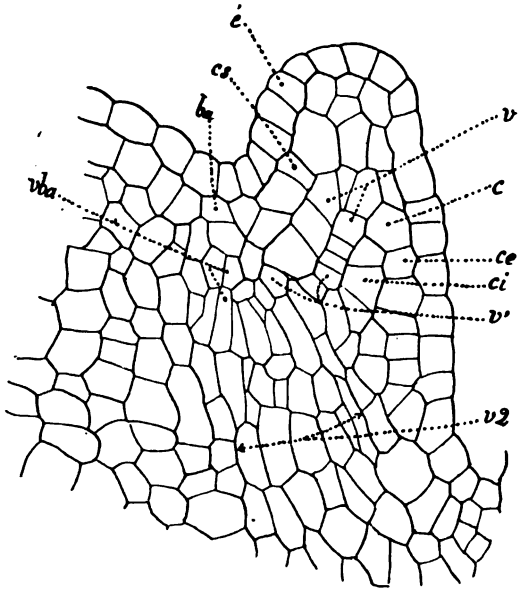


Fig. 19. — *Cornus sanguinea.* Coupe tangentielle. — *é*, méristème épidermique ; *c*, méristème cortical ; *ce*, zone externe ; *ci*, zone interne de l'écorce ; *cs*, méristème cortical supérieur ; *v*, initiales du méristème vasculaire foliaire ; *v'*, cellules basilaires de ce méristème ; *vba*, méristème vasculaire du bourgeon ; *v2*, méristème vasculaire du 2e segment foliaire.

En *S* est le sommet végétatif, avec trois initiales, 1, 2, 3. La troisième est située à une bien faible distance verticale au-dessus de l'aisselle de la troisième feuille. On ne saurait guère imaginer une condensation plus marquée.

Toutefois, nous observons, dans l'arrangement des cellules, la même disposition que dans le premier exemplaire. Sous l'épiderme, le méristème cortical, simple en *cs*, se dédouble, à la face inférieure de la feuille, après la cellule *c*, et forme les deux zones corticales *ce*, *ci*. Le méristème vasculaire de la portion libre de la feuille

Digitized by Google

prend naissance en *v'*, dans des cellules qui proviennent de la troisième assise, et se prolonge jusqu'en *v* en une file unique. Au-dessous des cellules *v'* s'étendent deux files de cellules *v2* dont quelques-unes sont dédoublées tangentiellement. A partir de l'endroit où aboutit le pointillé *v2*, les files de cellules s'étendent en continuité parfaite jusqu'en *v*, c'est-à-dire jusqu'au sommet de la feuille F.

De plus, si nous considérons la série des cloisons *a*, *b*, *i*, *d* (Fig. 20), nous voyons qu'elles circonscrivent un ensemble qui comprend les cellules vasculaires, corticales et épidermiques en

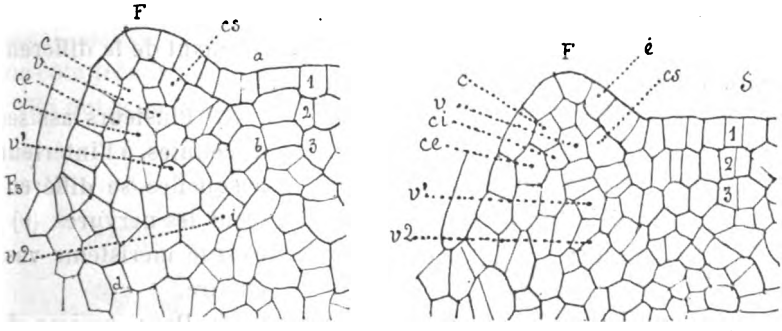


Fig. 20 Fig. 21

Fig. 20 et 21 — *Cornus sanguinea*. Sommet végétatif. — *S*, point végétatif ; *1*, *2*, *3*, initiales ; *é*, méristème épidermique ; *cs*, partie supérieure (foliaire) du méristème cortical ; *c*, méristème cortical ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, zone corticale interne ; *v*, *v'*, méristème vasculaire du 1er segment foliaire ; *v2*, méristème vasculaire du second segment.

relation avec la feuille *F*, c'est-à-dire le segment foliaire en entier, moins la moelle. Elles forment un ensemble comparable au premier segment foliaire du Chèvrefeuille.

Or, parmi ces cellules, les unes feront plus tard partie du premier segment foliaire ; les autres, comme *v2*, resteront comprises dans les parties latérales du second segment. A ce moment, entre les cellules *v2* et les cellules *v*, il pourra exister une différence verticale de plusieurs centimètres, car on sait que les entre-nœuds du Cornouiller sanguin peuvent atteindre une grande longueur. Mais quelle que soit cette longueur, elle ne saurait nous faire oublier les rapports étroits qui ont existé à l'origine entre les différents

Digitized by Google

segments foliaires, ni nous faire considérer comme organe principal la région intercalaire qui n'existait qu'en puissance dans les premiers segments foliaires.

IV. Etude de la feuille adulte.

Voyons maintenant comment ces régions se différencient dans la feuille adulte.

Dans une portion de limbe comprise entre deux nervures nous trouvons (fig. 22) :

1° L'épiderme supérieur, formé de grandes cellules isodiamétriques (fig. 22) et légèrement cutinisé.

2° Une assise de cellules en palissade, provenant de la différenciation des cellules corticales supérieures (*cs*).

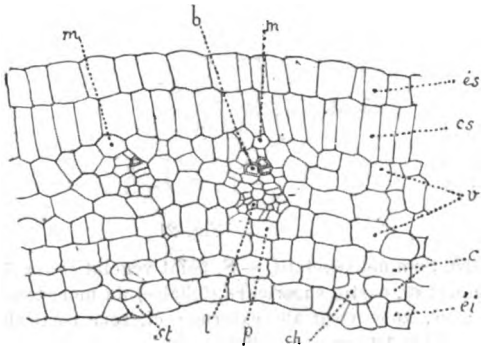


Fig. 22. — *Cornus sanguinea*. Coupe du limbe avec nervures. — *és*, épiderme supérieur ; *éi*, épiderme inférieur ; *cs*, tissu cortical supérieur, en palissade ; *c*, tissu cortical inférieur : *v*, méristème vasculaire avec 2 nervures ; *p*, péricycle ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle ; *st*, stomate ; *ch*, chambre sous-stomatique.

3° Plusieurs assises de cellules, à l'intérieur desquelles se différencient les nervures (*v*) : c'est le méristème vasculaire.

4° Deux assises de parenchyme *c*, provenant de la différenciation des cellules corticales (*c*, fig. 1, Pl. 3).

5° L'épiderme inférieur, dont plusieurs cellules sont différenciées en stomates (*st*).

Dans le mode de production des nervures, nous remarquons une différence avec ce qui se passe dans le Chèvrefeuille. Ces nervures de troisième ou de quatrième ordre croissent à l'intérieur du méristème vasculaire *v*, laissant ici, comme dans le Chèvrefeuille, une ou plusieurs cellules entre leur pôle ligneux ou libérien et le tissu cortical *cs* ou *c*. Ces cellules deviennent en *m*, du côté ligneux, l'origine de la moelle ; en *p*, dans la région libérienne, elles donnent

Digitized by Google

naissance au péricycle. Mais tandis que dans le Chèvrefeuille, le développement de chaque nervure, même des plus petites, était accompagné d'un dédoublement dans la région corticale *c*, ici nous ne constatons rien de semblable. D'ailleurs cette région corticale est dédoublée de très bonne heure dans toute l'étendue du limbe.

Nervure principale.

Dans les nervures de second ordre, la région corticale inférieure située au dos du faisceau prend un développement très grand et se différencie en une zone interne parenchymateuse, à cellules assez grandes et en une zone externe, dont les éléments sont épaissis par du collenchyme. Il se forme ainsi à la face inférieure de la feuille une côte très saillante correspondant à la nervure.

En outre on observe fréquemment que plusieurs des nervures

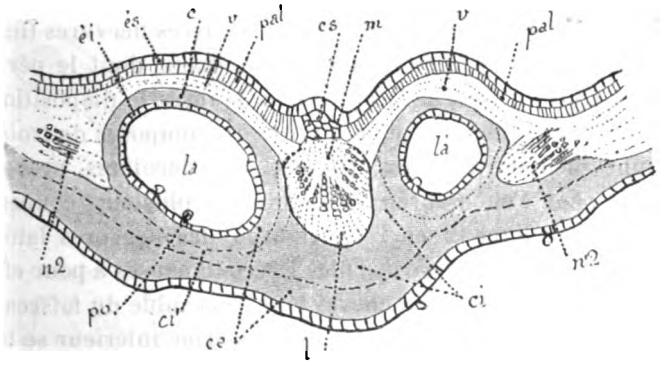


Fig. 23. — *Cornus sanguinea*. Section voisine de la trifurcation des nervures. *la*, *la'*, lacunes entre deux nervures, bordées extérieurement par la zone corticale externe ; *pal*, tissu cortical supérieur en palissade ; *cs*, tissu cortical supérieur collenchymateux ; *v*, méristème vasculaire ; *n1*, partie médiane de la nervure ; *n2*, *n'2*, partie latérale ; *m*, moelle ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, zone corticale interne.

secondaires s'insèrent presque au même niveau sur la nervure principale, dont elles s'écartent sous un angle très petit. Il résulte et du grand développement cortical des nervures de second ordre et du voisinage de leur insertion, une structure assez curieuse que reproduit la fig. 23.

Les trois nervures *n2*,*n'2*, et la nervure principale restent soudées

Digitized by Google

pendant un certain trajet par leurs régions corticales, tandis que leur partie moyenne, située en face des faisceaux, est déjà séparée. Il en résulte à la surface dorsale de la feuille des enfoncements ou plutôt des invaginations des tissus épidermiques et corticaux. Si l'on pratique une coupe transversale à cette hauteur, ces invaginations se dessinent sur la coupe sous forme de lacunes circulaires *la*, *la'*.

Entre les deux lacunes se voit la nervure principale; les deux nervures secondaires sont coupées obliquement (*n2*, *n'2*). Examinons la différenciation des tissus en face de la nervure principale.

Sous l'épiderme supérieur *és*, l'assise corticale supérieure a formé presque partout du parenchyme en palissade (*pal*); mais en *cs*, c'est-à-dire en face du faisceau principal, elle a donné naissance à un massif de cellules à parois épaissies par du collenchyme.

Vient ensuite, en *v*, le méristème vasculaire, formé de trois rangs de cellules : c'est dans l'épaisseur de cette couche que nous avons vu apparaître précédemment les premières nervures (fig. 22). Elle se dilate au niveau de la nervure médiane, dont le péricycle et le liber sont en *l* et la moelle en *m*. D'après la disposition des vaisseaux, nous jugeons que la nervure est composée de trois parties : une médiane et deux latérales, ces dernières provenant, comme on peut s'en assurer en examinant plusieurs coupes, des éléments libéro-ligneux en rapport avec des nervures latérales. L'augmentation du nombre des files libéro-ligneuses a pour effet de recourber en forme de fer à cheval tout l'ensemble du faisceau.

Entre le méristème vasculaire et l'épiderme inférieur se trouve l'écorce inférieure. Si nous la considérons en *c*, au-dessus de la lacune *la*, nous la trouvons formée d'une assise dédoublée, comme dans la fig. 22; mais au dos des nervures, elle se différencie en deux zones : la zone interne *ci*, parenchymateuse, avec des cellules de plus en plus grandes à mesure qu'elles s'éloignent de la nervure; la zone externe *ce*, collenchymateuse, formée d'un nombre d'assises bien moindre que la précédente.

La région corticale qui entoure les lacunes appartient à la zone externe, cela va sans dire, et l'on peut remarquer, dans la partie de cette région qui avoisine la nervure, les épaississements collenchymateux qui caractérisent ici la zone corticale externe.

Dans la partie qui s'étend entre une lacune et l'épiderme infé-

Digitized by Google

rieur, la zone corticale interne forme à droite et à gauche des diverticules plus ou moins étendus *ci'*, suivant le niveau de la coupe.

A la partie supérieure de ces lacunes, la limbe présente la structure normale que nous avons décrite plus haut (fig. 22).

Pétiole.

A mesure que, par suite de la croissance de la feuille, le nombre de ses nervures augmente, le fer à cheval que forme le faisceau de la nervure principale (fig. 23) tend à se refermer, parce que chaque nervure secondaire vient se souder à la nervure principale sur les côtés et augmente le nombre des fascicules libéro-ligneux vers les pointes du fer à cheval. Il en résulte à la base du limbe un anneau libéro-ligneux dont la portion supérieure est aplatie.

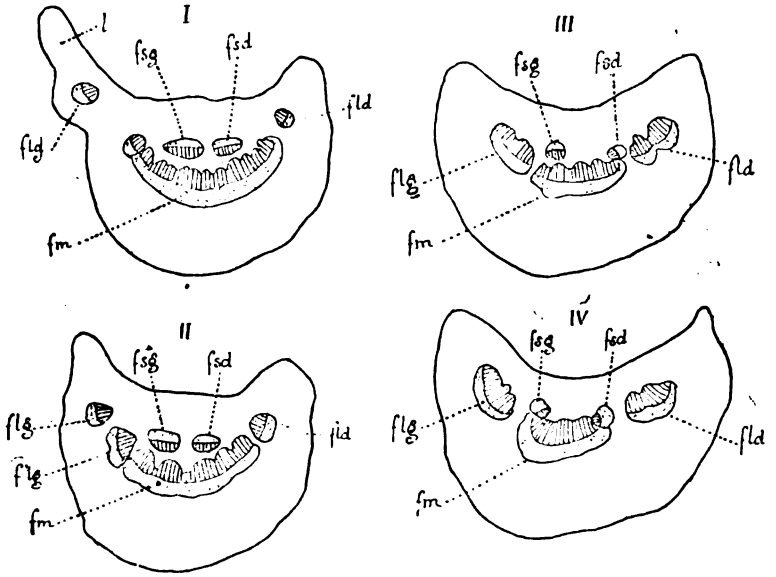


Fig. 24. — *Cornus sanguinea*. Pétiole. — *fm*, arc dorsal ; *fsg*, *fsd*, faisceaux supérieurs, gauche et droit ; *flg*, *fld*, faisceaux latéraux (40/1).

Je n'ai pas l'intention de décrire en détail tous les pétioles des feuilles que j'ai étudiées, estimant qu'une telle description sortirait du cadre de ce travail, mais parmi ces pétioles, j'en choisirai quelques-uns, présentant des structures différentes, pour permettre au

Digitized by Google

lecteur de se faire une idée très nette des rapports entre la feuille et la tige.

Le pétiole du Cornouiller se présente à la base du limbe sous l'aspect reproduit fig. 24, I. C'est la structure que M. Petit appelle *caractéristique*. On y voit un arc *fm* formé par la réunion de nombreux fascicules. La corde de cet arc est formée par une série de faisceaux supérieurs tournant leur liber en haut. Dans le pétiole figuré ici, qui appartient à une feuille jeune, les fascicules du bord supérieur sont réunis en deux groupes *fsg*, *fsd*. Dans les prolongements des extrémités de l'arc se trouvent deux autres faisceaux, appartenant aux nervures marginales du limbe, ainsi qu'on en peut juger par la portion de limbe *l* intéressée par la coupe : dans cette portion se trouve encore incluse une nervure marginale.

Un peu plus bas (fig. 24, II), les deux faisceaux latéraux *flg*, *fld* se sont rapprochés de l'arc central. En même temps, celui-ci commence à détacher un fascicule *f'lg* qui est déjà un peu isolé des autres.

Quelques coupes au-dessous (fig. 24, III), l'arc central s'est réduit, à l'encontre des parties latérales : le fascicule *f'lg* est réuni au faisceau latéral *flg*. De même un fascicule de l'extrémité droite de l'arc s'est détaché et réuni au faisceau latéral droit *fld*. Pendant ce trajet, les faisceaux supérieurs ont commencé à se réunir avec la partie médiane *fm* de l'arc, et le faisceau supérieur droit touche déjà le bord droit de cette partie médiane, grâce à l'espace laissé libre par l'écartement du fascicule latéral joint à *fld*.

Enfin, vers la base du pétiole, la réunion des deux faisceaux supérieurs à la partie médiane de l'arc est presque complète (fig. 24, IV) et le système libéro-ligneux du pétiole comprend trois groupes distinct : un médian et deux latéraux. Peu à peu, la structure de l'arc médian se régularise, et à la base de la feuille, les trois groupes regardent la tige par leurs pointes ligneuses.

V. Raccordement des tissus.

Nous étudierons dans la figure 2, Pl. 3, le raccordement des tissus des trois premiers segments foliaires.

L'épiderme forme sur toute la surface une assise unique, qui ne présente de modification en aucun point,

Digitized by Google

Dans le premier segment foliaire, le méristème cortical se dédouble en *c*. La zone externe *ce* se continue sous l'épiderme en une assise unique, dont les éléments sont plus grands sur le parcours du deuxième segment ; dans d'autres coupes, ils sont divisés tangentiellement en cet endroit. Cette assise contourne l'aisselle foliaire et se raccorde avec l'assise externe du tissu cortical supérieur de la troisième feuille *cs3*.

La zone corticale interne débute au-dessous de *c*, dans le premier segment par une cellule. En *ci1*, elle a deux cellules d'épaisseur ; en *ci2*, elle est formée de trois cellules ; mais à mesure qu'elle descend dans le second segment, son épaisseur diminue, et en *ci'2*, elle n'est plus que d'une cellule. Cette assise se continue autour de l'aisselle et va rejoindre la seconde assise de tissu cortical supérieur de la troisième feuille. Sur ce trajet, on y constate quelques cloisonnements dus au voisinage du bourgeon axillaire *ba3*.

Le méristème vasculaire du premier segment se compose des deux files de cellules *v1*. A la base du premier segment, il prend une direction tangentielle et montre sur tout le trajet du second segment des cloisons caractéristiques. En *v2*, les cloisonnements s'arrêtent sur cette coupe, au contact d'une grande cellule : en observant des coupes tangentielles, nous verrions le méristème vasculaire *v2* se raccorder avec celui de *v3* au-dessous de l'aisselle foliaire.

Le raccordement des régions médullaires est particulièrement net. En *m2*, nous voyons les cellules externes de la moelle du second segment former deux assises bien distinctes des autres cellules médullaires par leur forme et leur disposition. Ces deux assises contournent l'aisselle foliaire et vont rejoindre les cellules médullaires *m'3* de la troisième feuille : elles sont accompagnées par les cellules de la moelle centrale. On peut suivre le tissu médullaire dans la feuille jusqu'à la hauteur de *m3*.

Les tissus corticaux de la feuille *F3* se continuent directement dans le segment foliaire suivant *F4*, mais nous pouvons constater que vers la base de la troisième feuille, la zone corticale externe subit des dédoublements assez nombreux (*ce'3*) et fournit une partie importante de l'écorce de la tige dans cette région.

Digitized by Google

VI. Résumé relatif au *Cornus sanguinea*

La tige du Cornouiller présente à son sommet trois assises d'initiales.

1° L'assise supérieure donne l'épiderme ;

2° La seconde assise forme le méristème cortical, qui se différencie de deux façons :

A la partie supérieure de la feuille, le méristème cortical forme en face des nervures un tissu collenchymateux ; dans les autres parties du limbe, il se transforme en tissu palissadique.

A la partie inférieure de la feuille, il forme, en face des nervures, une zone corticale externe et une zone corticale interne ; dans les autres parties du limbe, il se dédouble de bonne heure et forme du parenchyme lacuneux.

A la base de la feuille, la zone externe augmente d'épaisseur.

3° Le méristème vasculaire se forme au moyen d'éléments fournis par la troisième assise : il se développe progressivement en partant de la dernière feuille pour se raccorder à celui des feuilles plus âgées.

Dans la feuille, le méristème vasculaire de la nervure principale prend, à cause de la réunion latérale des faisceaux des nervures secondaires, la forme d'un fer à cheval, qui se ferme à la base du limbe en un anneau aplati à la face supérieure. Vers la base du pétiole cet anneau se disjoint; les faisceaux supérieurs pivotent et se réunissent à l'arc dorsal. Celui-ci, en même temps, se partage en trois parties : une médiane et deux latérales.

4° La moelle centrale provient de la différenciation des segments inférieurs de la troisième assise initiale. Elle se compose de grands éléments médullaires, subdivisés par de nombreuses cloisons transversales. Cette disposition semble destinée à permettre ultérieurement un accroissement intercalaire très rapide.

Sur les bords internes des segments foliaires, le méristème vasculaire détache de même des segments médullaires (zone périmédullaire).

A l'aisselle foliaire, la moelle de la feuille, qui est continue, se met en rapport avec la moelle centrale.

5° Au sommet de la plante, les deux premiers segments foliai-

Digitized by Google

res ne présentent encore aucun accroissement intercalaire ; leurs bases sont situées, à peu de chose près, à la même hauteur.

6° Le bourgeon axillaire se développe aux dépens des trois assises initiales, comme la feuille. Les cloisonnements qui lui donnent naissance sont visibles dès que les deux premières feuilles commencent à s'ébaucher.

GALIUM CRUCIATA Scop. (Croisette).

Rappelons brièvement quelques points de morphologie externe. La Croisette (*Galium Cruciata*), doit son nom à ses verticilles formés de deux feuilles et de deux stipules presque semblables aux feuilles et opposées en croix. M. Colomb a montré que les faisceaux des stipules étaient subordonnés à ceux des feuilles, auxquels ils sont rattachés par une ceinture vasculaire. A cette première distinction, tout anatomique, on doit ajouter que les feuilles seules peuvent présenter des bourgeons axillaires. Ce second caractère nous sera précieux pour reconnaître, sur les coupes longitudinales, si nous avons affaire à une feuille ou à une stipule.

Point végétatif. — Le point végétatif du *Galium* diffère par sa forme générale de ceux que nous avons étudiés jusqu'ici. Il est très allongé : cela tient d'abord à une disposition spécifique, et aussi à ce que l'échantillon a été cueilli au début d'une vigoureuse végétation. Quoi qu'il en soit, aucun exemple ne se prête mieux à montrer la disposition des assises initiales.

On voit au sommet trois de ces assises (*ié*, *ic*, *iv*, fig. 25). Elles se recouvrent régulièrement jusqu'en *F* à gauche, *F'* à droite, en alternant régulièrement leurs cellules et sans prendre aucune cloison tangentielle.

Si l'on considère maintenant l'ensemble du sommet végétatif depuis le point *S* jusqu'aux points *F* et *F'*, on remarque que sous la troisième assise *i v*, le centre du massif cellulaire terminal est occupé par de grandes cellules, dont les deux supérieures sont marquées *im* ; ces grandes cellules s'étagent en files longitudinales et forment de grands éléments cellulaires recoupés par des cloisons transversales. Ce sont les caractères auxquels nous reconnaissons

Digitized by Google

le méristème médullaire, qui semble posséder ici des initiales particulière *im*.

Premières feuilles. — Au-dessous du niveau marqué par les deux points *F* et *F'* s'étend, de chaque côté, la région où s'ébauchent les deux premières feuilles. Examinons les modifications qui survien-

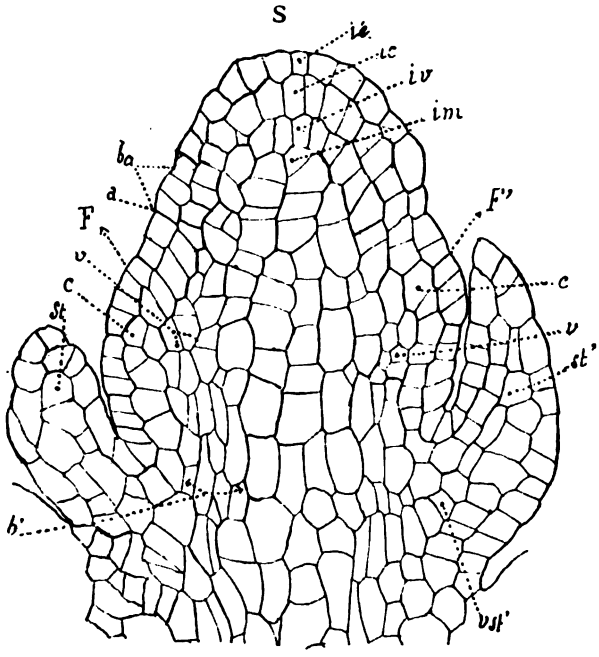


Fig. 25. — *Galium Cruciata*. Sommet végétatif. — *S*, point végétatif; *iép*, *ié*, *iv*, *im*, cellules initiales ; *F*, *F'*, premières ébauches foliaires ; *ba*, bourgeon axillaire ; *c*, méristème cortical inférieur ; *v*, *v'*, méristème vasculaire ; *st*, *st'*, stipules (400/1).

nent à partir de ce niveau dans chacun des méristèmes provenant des assises initiales.

Le méristème épidermique se continue sur les productions foliaires, multipliant ses cellules par des cloisons normales ; nulle part on n'y rencontre de cloison tangentielle.

Dans la feuille de gauche *F*, le méristème cortical du premier segment foliaire commence au niveau de la lettre *a*, ce qui peut se reconnaître à l'obliquité que prennent les cloisons normales, jusque là perpendiculaires à la surface épidermique. Ce point *a*

Digitized by Google

marque donc l'aisselle foliaire ; les cellules *ba* appartiendront au bourgeon axillaire du premier segment.

Depuis *a* jusqu'en *F*, les cellules corticales forment la région corticale supérieure de la feuille. Plus bas, en *c*, apparaissent les premiers cloisonnements du tissu cortical inférieur ; ils sont, à la vérité, peu développés. Toutefois ils nous permettent de vérifier un fait que nous avons déjà observé : puisque ces premiers cloisonnements corticaux appartiennent à la face inférieure de la feuille, le sommet de cette feuille devra donc être recherché ici au dessus du point *c*. Nous verrons en effet qu'à cause de l'orientation du méristème vasculaire, ce sommet est en F.

Méristème vasculaire. — A gauche, la troisième assise initiale reste simple depuis le sommet jusqu'à la hauteur de la lettre *a*. A partir de ce point, elle se divise d'abord en deux par une cloison tangentielle. Mais à partir des cellules *v*, le nombre des cloisons tangentielles devient de plus en plus grand et forme le méristème vasculaire.

Ces cloisons subdivisent notamment les deux cellules *v* de la troisième assise situées en dedans de la région *c* de l'écorce foliaire. Ces deux cellules dédoublées *v*, fig. 25, représentent le début du méristème vasculaire de la feuille F. Ce méristème s'édifiera d'abord dans une direction perpendiculaire à l'axe de la tige, formant une épaisseur de cellules de plus en plus grande. Or, dans la région corticale, le cloisonnement tangentiel se borne en général aux cloisonnements *c* du sommet du limbe, du moins dans les premiers temps de la différenciation foliaire. C'est donc surtout à l'action du méristème vasculaire provenant de la troisième assise qu'est due cette protubérance latérale de tissus qui, recouverte par l'écorce et l'épiderme, constituera le limbe foliaire.

En même temps, les cloisonnements du méristème vasculaire se prolongent vers la partie immédiatement inférieure à *v* et vont se raccorder avec les cloisonnements vasculaires des feuilles plus anciennes.

A droite (*F'*), les choses sont moins avancées ; la troisième assise est divisée en deux par des cloisons tangentielles en *v*, mais le nombre des assises est moindre que dans la feuille *F*.

Stipules. — Au dessous des feuilles *F* et *F'* sont deux stipules,

Digitized by Google

st et *st'*. Nous suivons sur tout leur pourtour l'épiderme et le méristème cortical, mais seule la stipule de droite *st'* nous montre le raccordement entre le méristème vasculaire de la stipule et celui de la tige. Le raccordement des faisceaux stipulaires avec les faisceaux foliaires serait d'ailleurs plus facile à montrer par des coupes transversales; c'est ce qu'a parfaitement démontré M. Colomb [47] et je ne crois pas utile d'y revenir ici.

Second Exemple

Nous pouvons contrôler les faits qui précèdent sur une seconde coupe, prise dans une autre série; elle nous servira à étudier le raccordement du méristème vasculaire et la structure d'une feuille.

Cet exemplaire présente (fig. 26), au-dessous du sommet, deux ébauches de feuilles *F1*, *F1*. En descendant, nous trouvons les deux stipules du second verticille *st2*, puis les deux bourgeons axillaires *ba3* du troisième segment foliaire; enfin, à gauche est figurée l'une des deux feuilles du troisième segment foliaire, *F3*.

Au sommet sont les trois assises initiales : *ié* pour le méristème épidermique; *ic* pour le méristème cortical; *ivm* est l'initiale du méristème vasculaire, dont les segments inférieurs donnent la moelle. Cette dernière particularité n'était pas visible sur la coupe de la fig. 25.

Nous étudierons les tissus de la partie gauche de la coupe, où les rapports sont particulièrement nets entre les diverses régions. Il nous sera facile ensuite d'interpréter ceux de la partie droite.

Pour abréger, nous ferons remarquer de suite que l'épiderme est simple sur tout le pourtour de la coupe, et que le méristème cortical ne forme partout qu'une assise, excepté dans la troisième feuille *F3*, où il se dédouble pour donner une zone corticale externe, dédoublée encore en *ce'* vers la base de la feuille, et une zone corticale interne *ci*, composée ici d'une assise unique de cellules.

Si l'on suit la troisième assise initiale depuis le sommet *ivm*, on on la voit se dédoubler en *v* pour former le méristème vasculaire de la première feuille. En même temps se différencient de grandes cellules médullaires *m*, qui sont en rapport avec le premier segment foliaire. Vers la base de ce segment, le méristème vasculaire augmente d'épaisseur et comprend huit assises. Il s'interrompt en partie au niveau de la région axillaire.

Digitized by Google

Dans la stipule qui se trouve au-dessous, le méristème vasculaire forme une assise *vst*, située dans le double repli du méristème cortical. On le suit, vers le bas, jusqu'en *v2*, où il se raccorde avec le méristème vasculaire de la seconde paire de feuilles, qu'on ne peut

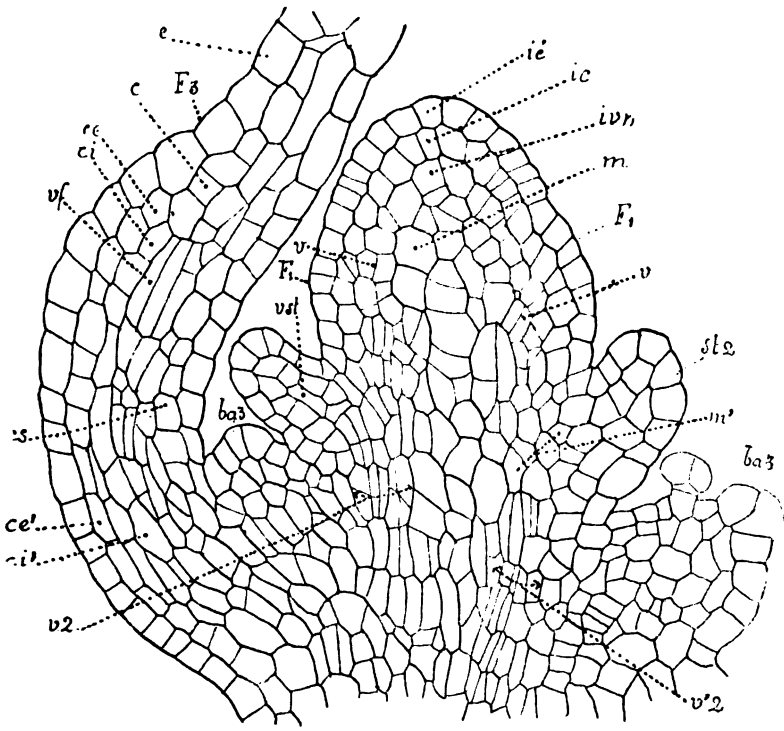


Fig. 26. — *Galium Cruciata*. Sommet. — *ié*, initiale du méristème épidermique; *ic*, initiale du méristème cortical ; *ivm*, initiale commune au méristème vasculaire et à la moelle ; *v*, *v'*, méristème vasculaire du premier segment; *vst*, *vst'*, méristème vasculaire des stipules ; *ba3*, bourgeon axillaire; *v2*, *v'2*, méristème vasculaire du deuxième segment; *c*, méristème cortical; *ce*, zone corticale externee; *ci*, zone corticale interne; *m*, *m'*, moelle (310/1).

voir sur la figure, puisqu'elles sont dans un plan perpendiculaire à la coupe.

Le bourgeon axillaire *ba3* est coupé tangentiellement. Cette circonstance nous permet de voir une partie de son méristème vasculaire, qui se raccorde ici avec celui de la troisième feuille *vf*.

Digitized by Google

Il importe de faire remarquer que ces raccordements ne sont visibles, sur toute la longueur des trois premiers segments de gauche, que parce que la coupe passe un peu en dehors de la région des raccordements médullaires. Sur la partie droite, le méristème vasculaire présente des interruptions, et en face de la stipule *st2*, on peut constater le raccordement médullaire en *m'*.

RUBIA TINCTORUM L. (Garance).

La structure anatomique des *Galium* et des *Rubia* offre une analogie parfaite. Aussi est-il intéressant de comparer le point végétatif allongé de la Croisette à celui d'une forte tige de Garance. Dans cette dernière plante, cueillie sur un exemplaire d'une vigoureuse végétation, le cône végétatif s'élargit rapidement, et cette rapide dilatation nous permet de suivre d'une façon plus nette encore le jeu des diverses assises. Dans la figure 27, on voit que l'épiderme reste simple. L'écorce n'a qu'une épaisseur de cellules sauf au sommet de la feuille F, où une cellule corticale est subdivisée. On constate donc que cet élargissement de la tige est dû à l'accroissement considérable du nombre des cellules constituant le méristème vasculaire. Et, en examinant attentivement la façon dont sont disposées les cloisons, on est conduit à distinguer deux régions *ba* et *F1*, qui donneront l'une le bourgeon et l'autre la feuille de ce segment foliaire. Les cellules d'où proviendra le méristème vasculaire de la feuille *(vf)* sont numérotées 1, 2, 3. Elles ont déjà donné vers l'extérieur 1, 2 ou 3 segments qui ont formé la protubérance foliaire *F1*.

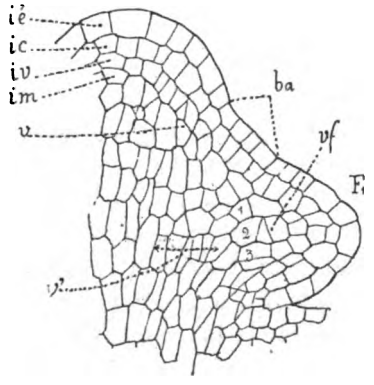


Fig. 27. — *Rubia tinctorum*. — *ié*, *ic*, *iv*, *im*, cellules initiales; *ba*, premier bourgeon; F_1, première feuille; *vf*, *v*, méristème vasculaire.

Les cellules situées en dedans de celles-ci, vers l'axe de la tige, et marquées *v'*, proviennent du cloisonnement de la troisième

Digitized by Google

assise *iv*, cloisonnement déjà visible en *v*. Ce sont elles qui donneront le méristème vasculaire de la base foliaire.

Résumé. — En somme, dans le *Galium Cruciata* et dans le *Rubia tinctorum*, le point de départ de la naissance foliaire se trouve dans les cellules provenant de la troisième assise initiale ; mais ici, à cause de la forme du point végétatif, et du dédoublement tardif de l'écorce, les faits apparaissent avec une évidence toute particulière. Les tissus corticaux proviennent de la deuxième assise, mais ils ont au début une importance moins grande que dans les exemples précédents. Cependant, leur mode de différenciation reste analogue à celui du Chèvrefeuille et du Cornouiller, ainsi qu'en témoigne la structure de la feuille de *Galium Cruciata*.

(A suivre).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE

PARUS DE 1895 à 1899 (*Suite*).

XI. TÉRATOLOGIE DU FRUIT.

M. D'ARBAUMONT (1) a figuré d'une façon très nette une Poire monstrueuse surmontée de deux autres fruits rudimentaires ; le pédicelle du fruit se continue au travers de celui-ci, puis donne naissance au-delà à trois rameaux feuillés. Les cavités ovariennes du fruit anormal sont remplacées par du tissu scléreux et les ovules restent rudimentaires.

D'autres exemples de la même monstruosité ont été décrits par M. BIKKAL (2) et par M. COSTERUS (3).

Un fruit double de *Mespilus germanica* a été signalé par M. SCHILBERSZKY (4); enfin, un autre cas analogue, se rapportant au *Myristica fragrans*, a encore été décrit et figuré en une belle planche par M. COSTERUS (5).

Dans un fort long mémoire bien illustré, M. HERRICK (6) étudie deux noix très remarquables de *Carya sulcata* récoltées dans l'Ohio en 1875 ; à l'intérieur de l'endocarpe, exceptionnellement épais, se trouve une noix pédonculée munie d'une coquille épaisse et d'un petit embryon à cotylédons irréguliers et contournés. M. WEISSE (7) a fait une observation semblable pour un fruit monstrueux de *Citrus aurantium*. —

(1) J. d'Arbaumont : *Une poire monstrueuse* (Dijon, Bul. soc. horticult., 1898, 13 p., 1 pl.).

(2) L. Bikkal : Sitzungber. naturw. Ges. Budapest, nov. 1899, in Bot. Centralbl., Cassel, t. 82, 1900, p. 271.

(3) J. C. Costerus : *Knoppen op een Peer* (1897, p. 123-126, 2 fig.).

(4) K. Schilberszky : Sitzungber. naturw. Ges. Budapest, mars 1896, in Bot. Centralbl., Cassel, t. 69, 1897, p. 273.

(5) J. C. Costerus : *Double Nutmegs* (Buitenzorg, Ann. Jard. bot., t. 15, 1898, p. 40-42, pl. X).

(6) F. Herrick : *Abnormal Hickory Nuts* (Amer. Sci., New Haven, Conn., (4), t. 2, 1896, p. 258-262, pl. V, 12 fig.).

(7) A. Weisse : *Eine monströse Frucht von* Citrus aurantium (Berlin, Verh. bot. Ver., t. 41, 1899, p. 100).

Digitized by Google

Signalons encore sur le même sujet les courtes notes de M. MAGNUS (1), de MISS TAMMES (2), de M. CLARKE (3), de M. PRAIN (4), ce dernier mémoire donnant la description d'un fruit de *Carica Papaya* qui contenait de nombreux fruits à la place des graines.

Un coing monstrueux a été observé par M. VIVIAND-MOREL (5) : ce fruit curieux présente à la base de nombreuses protubérances charnues agglomérées et terminées chacune par une feuille normale formant une collerette ; deux de ces protubérances se sont allongées en forme de côte et soudées sur le coing jusqu'à la moitié environ de sa hauteur. L'Auteur pense que cette anomalie a pour cause l'apparition accidentelle d'un double calice, immédiatement situé au-dessous du calice normal ; ce sont les dents de ce calice très court qui se terminent par les feuilles décrites plus haut.

De nombreux cas de prolifications sont aussi à signaler : dans une capsule mûre de Pavot, M. SAUTERMEISTER (6) a trouvé un axe primaire portant huit étamines dégénérées surmontées d'une seconde capsule non fermée entièrement et munie de cinq stigmates rudimentaires. — M. PRAIN (7) a rencontré une prolification du gynécée d'*Oriza sativa* ; les fleurs montraient au moins 4, le plus souvent 5, parfois 6 ou 7 ovaires. — Un Pin prolifère qui possédait une soixantaine de petits cônes réunis en une touffe serrée a été signalé par M. WEBSTER (8).

Les baies du *Juniperus* peuvent, d'après M. SCHRÖTER (9), présenter six carpelles dont trois sont plus courts et stériles ; les fruits sont parfois tétramères ou pentamères. — Dans le *Lycopersicum esculentum*, il y a souvent des carpelles surnuméraires, comme le relate M. BONAVIA (10).

Notons pour terminer quelques faits peu importants : M. GREVILLIUS (11) a signalé un fruit monstrueux d'*Æsculus Hippocastanum* ayant de

(1) P. Magnus : *Ueber A. Weisse's monströse Frucht von* Citrus aurantium (Berlin, Verh. bot. Ver., t. 41, 1899, p. 166).

(2) W. J. Clarke : *Pear-within-Pear* (Gard. Chron., London, 1898, p. 426).

(3) T. Tammes : *Pomo in Pomo* (Amsterdam, K. Akad. Wet., 1899, p. 331-334).

(4) D. Prain : *Note on Double Rice* (Calcutta, J. As. Soc. Beng., 1896, p. 65-66, pl. V).

(5) J.-V. Viviand-Morel : Lyon, Ann. soc. bot., t. 23, 1899, C.-R., p. 29.

(6) O. Sautermeister : *Proliferirender Mohn* (Bad. bot. Ver., 1895, p. 275-276).

(7) D. Prain : *A Case of Pleiotaxy of the Gynæcium* (Calcutta, J. As. Soc. Beng., 1895, p. 196-198, pl. IV-V).

(8) G. Webster : Pinus Pinaster prolifera (Gard. Chron., London, 1896, p. 420, fig. 60).

(9) C. Schröter : *Ueber abnorme Beerenzapfen von* Juniperus communis *L.* (Jahresb. Zürich bot. Ges., 1896, p. 7-8).

(10) Bonavia : *Tomatoes with supernumerary carpels* (Gard. Chron., London, 1898, p. 147).

(11) A. Y. Grevillius : *Monströse Früchte von* Æsculus Hippocastanum (Bot. Centralbl., Cassel, t. 64, 1895, p. 42).

Digitized by Google

nombreuses bractées accessoires ; des capsules d'*Œnothera pumila*, anormalement velues, ont été rencontrées par M. Fernald (1) ; des fruits de teintes variées ont été décrits par M. Bowman (2) sur le *Cratægus Oxyacantha*, par M. Ascherson (3) sur le *Sambucus nigra*, etc.; citons encore les simples notes de M. Dean (4) et de M. Janczewski (5).

XII. TÉRATOLOGIE DE LA GRAINE.

Un cas tératologique des plus intéressants est celui que rapporte M. Jaccard (6) et qui consiste en un *renversement de l'embryon* : les cotylédons d'une graine d'*Ephedra* sortent par l'extrémité micropylaire tandis que la radicule reste plongée dans l'endosperme (fig. 25-26). Il est difficile de comprendre la cause d'un pareil renversement.

Le *nombre de cotylédons* varie souvent dans les graines. Plusieurs individus de *Mercurialis annua* observés par M. Géneau de Lamarlière (7) portaient trois cotylédons au lieu de deux ; certains exemplaires anormaux ne possédaient que deux cotylédons, mais alors l'un d'entre eux était bifide et résultait de la concrescence de deux autres. Les mêmes phénomènes se retrouvaient dans les verticilles de feuilles situés à la base des tiges.

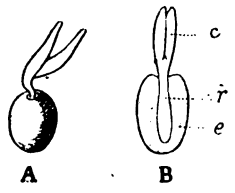


Fig. 25-26 (A-B). — Aspect extérieur et coupe longitudinale d'une graine anormale d'*Ephedra distachya*: *c*, cotylédons ; *r*, radicule ; *e*, endosperme (d'ap. Jaccard).

M. Guppy (8) a signalé des cas de tricotylie chez *Ranunculus repens*, *Lythrum Salicaria*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Caltha palustris*, cette dernière espèce pouvant aussi posséder deux paires de cotylédons ou bien deux cotylédons seulement, l'un d'eux étant fendu ; un seul cotylédon peut se rencontrer chez *Myriophyllum spicatum*, *Samolus Valerandi*, etc.

(1) M. L. Fernald : Rhodora, Boston, Mass., t. 1, 1899, p. 173.
(2) K. Bowman : Sci. Gossip, London, (2) t. 2, 1895, p. 248.
(3) P. Ascherson : Berlin, Verh. bot. Ver., t. 41, 1899, p. 62.
(4) A. Dean : Gard. Chron., London, 1896, p. 372.
(5) E. Janczewski : Kraków, Bull. Intern. Acad., 1898.
(6) P. Jaccard : *Note sur trois cas de tératologie végétale* (Lausanne, Bul. soc. sci. nat., (4) t. 32, 1896, p. 30-32, pl. I).
(7) L. Géneau de Lamarlière: *Sur les anomalies présentées par le* Mercurialis annua *et le* Saxifraga latifolia (Paris, C.-R. ass. franç. avanc. sci., 1899, 1re partie, p. 252).
(8) H. B. Guppy : *Irregularity of some Cotyledons* (Sci. Gossip, London, (2), t. 2, 1895, p. 171-172, 9 fig.).

Digitized by Google

M. Retzer (1) a trouvé trois cotylédons dans les graines de *Trifolium repens*, *Celosia cristata*, etc. Enfin, d'après M. Lloyd (2), les graines du *Quercus Garryana* ont souvent trois cotylédons.

Le *nombre des embryons* est aussi très variable. Un gland de Chêne muni de trois radicules, et par suite de trois embryons et de six cotylédons, a été recueilli par M. Bernatsky (3); ce supplément d'embryons provient de ce que, dans le fruit, trois seulement des ovules se sont atrophiés au lieu des cinq qui ne se développent pas d'ordinaire. Dans un grand nombre de graines de *Beta rubra*, M. Cole (4) a trouvé quatre embryons, souvent même plus.

Quant à la *couleur des graines*, M. Preyer (5) a fait quelques constatations intéressantes : les graines du *Trifolium pratense* montrent des colorations variées, depuis le jaune clair jusqu'au violet foncé, qui sont héréditaires. L'Auteur montre que les graines de teinte claire sont plus petites que les autres, mais plus lourdes et qu'elles donnent des plantes possédant une valeur supérieure à celles qui proviennent des graines foncées. De semblables considérations sont encore vraies pour les graines de Trèfle incarnat et de Luzerne.

Les *germinations tératologiques* se produisent souvent. M. Coupin (6) en a observé une très fréquente sur le Pois : la radicule s'allonge en donnant une spirale très serrée de deux ou trois tours de spire. Dans ce cas, la rotation est sans doute due à ce que l'une des faces de la radicule présente un sillon longitudinal qui pénètre parfois profondément dans l'écorce ou jusqu'au milieu du cylindre central très désorganisé.

Un autre cas de germination anormale a été décrit par M. Tognini (7) pour une Châtaigne ; au lieu de sortir par l'extrémité du fruit, la radicule perfore la face convexe du péricarpe vers les deux tiers environ à partir du sommet, là où la paroi est très résistante. Cette anomalie est due au déplacement du plan de symétrie de l'embryon qui se trouve à 90° environ de sa position normale.

(1) W. Retzer : *Tricotyledonous plants* (Meeting Engelm. bot. Cl., in Science, (7) t. 2, 1898, p. 359).

(2) F. E. Lloyd : *Teratological Notes* (New-York, N. Y., Bull. Torrey Bot. Cl., t. 22, 1895, p. 396-397, pl. 247).

(3) E. Bernatsky : Sitzungber. naturw. Ges. Budapest, juni 1897, in Bot. Centralbl., Cassel, t. 72, 1897, p. 392.

(4) J. F. Cole : *Polyembryony* (Nature, London, t. 51, 1895, p. 558).

(5) A. Preyer : *Ueber Farbenvariationen von Samen einiger* Trifolium-*arten* (Inaug. Dissert., Leipzig, 1899).

(6) H. Coupin : *Sur une germination tératologique du Pois* (Rev. gén. bot., Paris, t. 9, 1897, p. 431-434, fig. 81-89).

(7) F. Tognini : *Caso teratologico nella germinazione d'una castagna* (Malpighia, Genova, t. 9, 1895, p. 117-118, 1 fig.).

Digitized by Google

M. Mac-Keller (1) a constaté la germination des graines à l'intérieur d'un Melon; les nombreuses plantules développées étaient vertes et avaient enfoncé leurs radicules dans la pulpe du fruit. M. Costerus (2) a observé le même phénomène pour des graines de Citrons; il a en outre réalisé quelques expériences curieuses en mettant germer des graines de *Lepidim sativum* sur des tranches de pommes de terre, de betterave, etc.

Tératologie expérimentale. — On sait que dans la nature les graines, et en particulier celles des Papilionacées, ont souvent leurs cotylédons détruits par des Insectes tels que les Bruches. La mutilation des cotylédons prive la plantule non seulement d'une partie des réserves qui constituent les aliments internes, mais encore d'une portion d'organe jouant un rôle complexe dans la biologie de la jeune plante.

M. Gain (3) a étudié le développement des Lupins issus de graines privées d'un de leurs cotylédons ou même des deux. Il a constaté que la disparition de la plus grande partie des réserves de l'embryon ne compromet pas l'existence de la plante, ni sa floraison; par contre, l'aspect général est très modifié car la plante prend la forme d'un cône renversé au lieu de figurer un cylindre surmonté d'un cône. Le nombre des folioles des feuilles, celui des fleurs, la surface foliaire sont également très réduits. La mutilation des cotylédons diminue la vitesse de croissance de la plante, ainsi que la capacité de croissance en longueur et en volume, et retarde la floraison. Le rendement en poids est sensiblement proportionnel aux réserves de la graine.

XIII. — PRODUCTION EXPÉRIMENTALE ET CULTURE DES MONSTRUOSITÉS.

Production expérimentales. — Certaines anomalies que l'on rencontre dans la nature paraissent dues vraisemblablement à des mutilations plus ou moins importantes subies par les individus qui les présentent. S'inspirant de ces idées, M. Géneau de Lamarlière (4) a institué quelques expériences, dirigées avec beaucoup de soin, sur un individu de *Barkhausia taraxacifolia* dont il sectionnait le sommet des tiges principales et des rameaux latéraux. Ces mutilations répétées ont déterminé

(1) Mac-Keller : *Melon with seeds germinating* (Gard. Chron., London, 1898, p. 128).

(2) J. C. Costerus : *Kieming van Zaden binnen de vrucht* (Gent, Bot. Jaarboek, Dodonaea, t. 10, 1898, p. 135-141, 1 fig.).

(3) E. Gain : *Développement des Lupins issus de graines à cotylédons mutilés* (Paris, C.-R. ass. franç. avanc. sci., 1897, 2e partie, p. 463-468).

(4) L. Géneau de Lamarlière : *Sur la production expérimentale de tiges et d'inflorescences fasciées* (Paris, C.-R. Acad. sci., t. 128, 1899, p. 1601-1603).

Digitized by Google

la formation et le développement de bourgeons dormants et donné naissance à des rameaux et à des inflorescences présentant des fascies plus ou moins étendues.

La mutilation des axes est donc une cause efficace de production de cas tératologiques. Mais il est facile de comprendre que la production de ces anomalies exige un concours de circonstances tel qu'elles restent rares ; elles se montrent toujours accidentellement et si fortuites qu'elles ne semblent réunies entre elles par aucun lien.

Hérédité des monstruosités. — Pourtant, les expériences de M. Hugo de Vries ont décelé un lien qui est l'hérédité ; mais cette hérédité est souvent si faible qu'elle se fait sentir dans quelques individus seulement sur plusieurs milliers d'exemplaires.

Dans des Notes remontant à quelques années, M. de Vries a fait connaître la possibilité d'obtenir des *races constantes à torsion* par étreinte, puis il a montré la *nature héréditaire des fascies* qui sont les anomalies les plus communes.

En 1895, pour compléter la série de ses preuves, M. de Vries publie les résultats de ses recherches sur des déformations plus rares constituant le groupe des *soudures* ou des *symphyses*, qu'il prouve être héréditaires comme les torsions et les fascies (1). Quelques pieds d'*Hypochœris glabra-adhærens*, caractérisés par la soudure d'un rameau floral avec une des tiges, cultivés dès 1888, donnèrent l'année suivante 9 °/. de plantes à rameaux soudés ; en 1894, par une sélection rigoureuse et par une culture appropriée, la race fut améliorée à un tel degré que 64 °/. d'individus symphytiques prirent naissance à la septième génération ; de plus, cette dernière génération présentait quelques sujets ayant jusqu'à trois branches soudées.

Des soudures de même nature ont été observées chez beaucoup d'autres plantes appartenant aux familles les plus variées : *Barbarea vulgaris*, *Lychnis Githago*, *Lepidium Draba*, *Scrofularia nodosa*, etc. ; en particulier, les races fasciées d'*Aster Tripolium* et de *Bidens grandiflora* sont si bien fixées dans les cultures que M. de Vries n'a pu s'en débarrasser par la sélection.

D'autres anomalies se sont montrées héréditaires également telles que les cohérences de rayons dans les inflorescences des Ombellifères (*Fœniculum Anethum*), les soudures de fleurs (*Helianthus annuus*), de feuilles (*Deutzia crenata*) ou de folioles (*Akebia quinata*). De même, des individus d'*Helianthus annuus-syncotyleus* sont devenus le point de départ d'une race à évolution exceptionnellement rapide.

Mais, s'il est rare de rencontrer ces monstruosités fixées à un si haut degré, elles n'en restent pas moins héréditaires et M. de Vries en donne

(1) H. de Vries : *Over de erfelijkheid van synfisen. Sur l'hérédité des soudures* (Gent, Bot. Jaarboek, Dodonaea, t. 7, 1895, p. 129-197, pl. III-V).

Digitized by Google

de nombreux exemples : *Amarantus speciosus* (2 plantules syncotyles sur 10,000), *Centranthus macrosiphon* (24 syncotyles et 13 amphicotyles sur 99 plantes), *Polygonum Convolvulus*, *Scrofularia nodosa*, *Valeriana alba*, etc.

Les *ascidies* monophylles se sont aussi montrées héréditaires et M. de Vries a observé pendant dix ans leur répétition annuelle sur des individus de *Magnolia obovata*, *Hesperis matronalis*, *Œnothera Lamarckiana*, *Saxifraga crassifolia*, *Tilia parvifolia*, *Trifolium pratense* ; de même pour quelques ascidies diphylles de *Plantago lanceolata*.

Beaucoup d'espèces, parmi lesquelles *Mercurialis annua*, montrent en même temps les cohérences cotylédonaire et foliaire (ascidie), ce qui plaide en faveur d'une cause intrinsèque unique pour les deux anomalies.

De l'ensemble des faits qu'il décrit, M. de Vries conclut à la nature héréditaire des phénomènes de soudure; cette hérédité ordinairement latente ne se manifeste qu'à l'occasion et c'est seulement dans les races bien sélectionnées qu'on peut parvenir à des répétitions annuelles assurées.

Culture des monstruosités. — Les monstruosités végétales se montrant héréditaires, M. de Vries a pu, dès 1897, joindre au Catalogue annuel des graines récoltées dans le jardin botanique d'Amsterdam une liste de vingt espèces monstrueuses qu'il offrait en échange (1); dans le texte qui accompagne sa liste, l'Auteur expose quel degré de développement atteignent ses races et ce qu'on peut attendre d'elles. Ses principales espèces sont : *Aster Tripolium-fasciatus*, *Chrysanthemum segetum-fistulosum*, *Crepis biennis-fasciata*, *Dipsacus silvestris-torsus*, *Geranium molle-fasciatum*, *Linaria vulgaris-perlutescens*, *Lychnis vespertina-glabra*, *L. diurna-glabra*, *Œnothera Lamarckiana*, *Ranunculus bulbosus-pleiopetalus*, *Solanum nigrum-chlorocarpum*, etc.

Au point de vue physiologique, M. de Vries divise les monstruosités en constantes, précoces et tardives (2).

Les monstruosités *constantes* (*Linaria vulgaris-peloria*, *Chrys. segetum-fistulosum*) montrent le même atavisme que les variétés ordinaires et exigent des soins identiques.

Par contre, les monstruosités *précoces* apparaissent sur les jeunes plantes au moment du repiquage et exigent à cette époque une sélection soignée. C'est ainsi que pour conserver la race à cinq folioles du *Trifolium pratense* on ne doit repiquer que les pieds ayant plus de trois folioles.

(1) H. de Vries : *Erfelijke monstrositeiten in den Ruilhanden der Botanischen Tuinen. Monstruosités héréditaires offertes en échange aux Jardins Botaniques* (Gent, Bot. Jaarboek, Dodonaea, t. 9, 1897, p. 62-93).

(2) H. de Vries : *Sur la culture des monstruosités* (Paris, C.-R. Acad. sci. t. 128, 1899, p. 125-127).

Digitized by Google

Les monstruosités *tardives* se montrent longtemps après le semis, quatre ou cinq mois pour le *Taraxacum*, par exemple.

Le développement de ces différentes monstruosités dépend surtout de la vigueur que possèdent les plantes dans leur jeune âge; elles exigent un semis précoce, une bonne température, un emplacement bien éclairé, un espacement convenable entre les individus voisins de façon qu'ils ne se touchent pas, beaucoup d'engrais et de soins. Mieux ces conditions sont remplies et plus grande est la richesse des cultures en anomalies bien développées.

M. de Vries a confirmé ces conditions en expérimentant sur la variété polycéphale du Pavot (*Papaver somniferum-polycephalum s. monstruosum*) et en limitant ses expériences au nombre des capsules supplémentaires qui entourent la capsule centrale ou normale (1). Il arrive aux conclusions suivantes : le nombre des capsules secondaires dépend des conditions extérieures surtout pendant les premières semaines du développement; les individus aptes à servir comme porte-graines sont ceux qui reçoivent une alimentation excessivement riche ; la sélection, qui consiste dans le choix des mieux nourris, agit dans le même sens que la nutrition.

Espèces annuelles et espèces bisannuelles. — En 1899, M. de Vries (2) a étudié surtout l'influence des espèces annuelles et bisannuelles sur l'apparition des monstruosités. Ces dernières se sont montrées toujours plus nombreuses, plus grandes et plus parfaites sur les individus bisannuels : on doit donc conduire la culture de façon à n'obtenir la première année que des rosettes de feuilles radicales, naturellement aussi vigoureuses que possible ; et, pour cela, il ne faut pas semer trop tôt et on doit avoir soin d'éliminer les individus à tiges déjà développées à l'époque où on les met en place.

Les espèces facultativement annuelles ou bisannuelles sont les plus sensibles et M. de Vries a étudié bien à part des races fasciées d'*Aster Tripolium* et d'*Œnothera Lamarckiana*. Dans la culture annuelle d'*Aster Tripolium-fasciatus*, la richesse en fascies atteint à la sixième génération environ 70 °/₀ des individus, et les tiges, élargies seulement au milieu, présentent des fascies qui mesurent à peine 2,5 centimètres de largeur. La culture bisannelle de la même plante donne des tiges fasciées dès leur base et les fascies peuvent atteindre jusqu'à 6 centimètres de largeur. Le tableau suivant permet de comparer la largeur des fascies dans les deux sortes de cultures :

(1) H. de Vries : *Alimentation et Sélection* (Volume jubil. Cinq. Soc. Biol., Paris, 1899, p. 17-38).

(2) H. de Vries : *Sur la culture des fasciations des espèces annuelles et bisannuelles* (Rev. gén. bot., Paris, t. 11, 1899, p. 136-151).

Digitized by Google

LARGEUR EN CENTIMÈTRES		0.5	1	1.5	2	2,5	3	4	5	6
NOMBRE DES FASCIES	bisannuelles	0	2	3	3	4	4	1	1	1
	annuelles	2	10	5	2	»	»	»	»	»

Torsions et Fasciations des espèces bisannuelles. — **Les règles précédentes s'appliquent aussi aux plantes rigoureusement bisannuelles, soit *tordues* (*Dipsacus silvestris-torsus*), soit *fasciées* (*Crepis biennis-fasciata*), qui sont parmi les monstruosités les plus intéressantes.**

α. *Torsions.* — M. de Vries a fait une étude particulièrement soignée de l'influence de l'espace, du sol, des semailles d'été ou d'automne (à l'air libre ou dans une serre) et des résultats obtenus dans d'autres jardins botaniques, sur le *Dipsacus silvestris-torsus*. Cette plante lui a offert une intensité d'anomalie qui augmente de la base jusqu'aux entre-nœuds les plus vigoureux pour diminuer ensuite vers le sommet ; la formation des organes anormaux s'effectuerait ainsi suivant une périodicité comparable à celle que l'on observe dans la longueur des entre-nœuds. La disposition spiralée des feuilles ne commence qu'après une série de feuilles décussées et est localisée au milieu de la tige, dans une région très riche en même temps en rameaux axillaires plus ou moins tordus eux-mêmes (1).

Une localisation semblable de l'anomalie a encore été offerte à l'Auteur par une culture de *Dipsacus laciniatus*.

Cette localisation de l'anomalie sur la tige n'est pas spéciale aux torsions. M. de Vries en cite d'autres exemples parmi lesquels nous en relevons deux très curieux. 1° Un rameau de *Cytisus candicans-Attleyanus* (fig. 27) porte sept ascidies distribuées à partir de la sep-

Fig. 27. — Schéma d'un rameau de *Cytisus candicans-Attleyanus* portant sept ascidies (schématisé d'ap. de Vries).

(1) H. de Vries : *On Biastrepsis in its Relation to Cultivation* (Ann. Bot., Oxford, t. 13, 1899, p. 395-420). — *Over het periodisch optreden der anomalien op monstreuze planten* (Gent. Bot. Jaarboek, Dodonaea, t. 11, 1899, p. 46 67, pl. 1).

Digitized by Google

tième feuille jusqu'à la dix-septième, les feuilles inférieures et les feuilles supérieures en étant dépourvues; la faculté de produire des ascidies augmente de la base jusqu'à la dixième feuille et diminue ensuite rapidement. 2° Une race de *Trifolium pratense-quinquefolium* (1) présente un nombre de folioles différent pour chaque feuille et variant depuis le bas jusqu'en haut de la plante comme l'indique ce tableau:

BASE	MILIEU	SOMMET
3. 4. 5.	6. 7.	5. 5 4.

β. *Fascies.*— Les fascies du *Crepis biennis* ont été pour M. de Vries (2) un autre sujet de travail très intéressant parce qu'il s'est proposé de construire la courbe galtonienne de la monstruosité. Pour construire une telle courbe, il est nécessaire de posséder un nombre considérable d'échantillons, obtenus par des cultures poursuivies pendant plusieurs années, et de produire des races. La race en question date de 1886; la deuxième génération a donné 3 °/₀ d'individus fasciés et les cinq générations suivantes de 40 à 24 °/₀; la race est donc bien fixée. Les graines ont été récoltées, en 1890, sur un seul pied nettement fascié de la troisième génération.

La récolte des pieds anormaux a fourni, en juin 1895, les éléments du tableau suivant:

LARGEUR DES FASCIES EN CENTIMÈTRES	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	19
NOMBRE D'INDIVIDUS FASCIÉS	9	9	4	11	11	11	13	15	11	6	3	3	1	1

Ces nombres permettent de construire une courbe (3) dite *courbe*

(1) H. de Vries : *Over de erfelijkheid van synfisen. Sur l'hérédité des soudures* (Gent, Bot. Jaarboek, Dodonaea, t. 7, 1895, p. 129-197, pl. III-V). — *Over het Omkeeren van halve Galton-Curven* (Id, t. 10, 1898, p. 29-61). — *Ueber die Periodicität der partiellen Variationen* (*Vorläufige Mittheilung*) (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 17, 1899, p. 45-51).

(2) H. de Vries : *Sur les courbes galtoniennes des monstruosités* (Bul. sci France Belgique, Paris, t. 27, 1895, p. 396-418, 5 fig.). — *Ueber die Abhängigkeit der Fasciation vom Alter bei zweijährigen Pflanzen* (Bot. Centralbl., Cassel, t. 77, 1899, p. 289-296, 321-329).

(3) Les largeurs des fascies évaluées en centimètres étant portées en abscisses et le nombre des individus pour chaque largeur constituant l'ordonnée correspondante.

Digitized by Google

totale de la monstruosité (fig. 28) qui présente deux sommets bien nets, le premier *a*, situé à l'extrême gauche, correspondant aux individus atavistes à tige cylindrique normale, l'autre *b* représentant les individus monstrueux typiques de la race (largeur des tiges aplaties : 9 centimètres). Les deux sommets sont séparés par une dépression qui indique que les fascies étroites sont rares ; cette rareté des formes intermédiaires explique l'apparition subite de monstruosités bien développées.

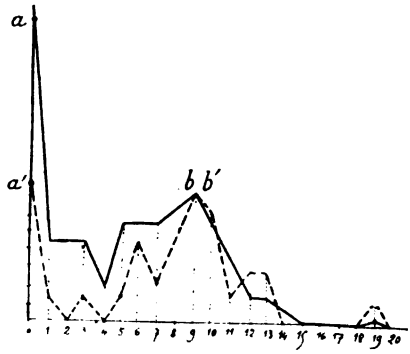


Fig. 28. — *Crepis biennis* : le trait plein représente la courbe totale de la monstruosité ; l'analyse physiologique de la courbe est donnée par le trait interrompu ; *a*, *a'*, sommets des atavistes ; *b*, *b'*, sommets des individus monstrueux (d'ap. de Vries).

L'observation des deux sommets de cette courbe donne à penser que la race monstrueuse est une race à deux types : un type ataviste et un type à élargissement moyen. C'est ce que vérifie l'*analyse morphologique* de la courbe : on l'effectue en mesurant à part les individus provenant de rosettes fasciées avant l'hiver et ceux qui dérivent de rosettes restées normales. — Pour effectuer l'*analyse physiologique* de la courbe, M. de Vries a cultivé à part quelques individus avec un fort amendement azoté (corne de bœuf pulvérisée contenant 14 °/₀ d'azote). Le nombre des individus fasciés a atteint 85 °/₀ et le nombre des atavistes a été réduit à 15 °/₀. La courbe qui en est résulté a conservé la forme générale de la précédente, mais les deux sommets *a'*, *b'* ont eu des ordonnées égales. On peut donc conclure, avec l'Auteur, que « les différences inévitables dans la nourriture ou en général dans les conditions de développement des divers individus d'une même culture sont une des causes les plus puissantes du dimorphisme de la courbe. Les individus les mieux nourris tendent à former le sommet des tiges fasciées, les individus les moins bien nourris s'accumulent à l'extrême gauche de la courbe ».

(*A suivre*). C. Houard.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

Tissu sécréteur. — Heckel (1) signale chez les Vanilles l'existence de canaux sécréteurs d'origine spéciale. Il existe des Vanilles à feuilles (*V. planifolia* etc.) et des Vanilles sans feuilles (*V. Phalaenopsis, V. aphylla*). Ces dernières renferment dans leur tige un parenchyme chlorophyllien formé de cellules ovoïdes, disposées en files et réunies entre elles par deux proéminences. Il s'agit de ce tissu rameux bien connu dans les feuilles des Orchidées, dont les cellules paraissent trouées au premier abord. Au milieu de ce tissu se trouvent de nombreux canaux sécréteurs bordés de cellules souvent plates. Les canaux sont constitués au début de files de cellules à raphides dont les cloisons transversales disparaissent ; les raphides s'entourent d'une matière mucilagineuse. Les cellules voisines s'aplatissent, elles n'ont pas le caractère du tissu lacuneux dont elles font partie. Les canaux sont donc d'origine lysigène. On retrouve ce même tissu lacuneux et ces mêmes canaux dans les feuilles des Vanilles à feuilles. Les faisceaux libéro-ligneux des Vanilles aphylles sont épars dans un tissu formé de grandes cellules à membranes pourvues de bandes cellulosiques transversales parallèles ; ce tissu se rencontre dans les feuilles de *Pleurothallis*. Les jeunes feuilles caduques des Vanilles aphylles sont constituées d'un parenchyme homogène et de faisceaux libéro-ligneux. L'auteur trouve dans le fait que les mêmes éléments constituants sont présents dans la tige des Vanilles aphylles d'une part, dans la feuille des Vanilles à feuilles d'autre part, une confirmation de la théorie du thalle d'Herbert Spencer.

Heckel (2) décrit aussi des canaux de formation lysigène chez quelques Guttifères. Il apparaît des groupes de cellules destinées à se gélifier plus tard ; autour d'elles les éléments voisins s'aplatissent et deviennent les cellules bordantes du canal sécréteur. Les cellules centrales disparaissent ; l'assise de contact avec le parenchyme persiste longtemps de sorte que le canal est entouré des deux rangs de cellules sécrétrices, puis d'un seul. Ces canaux se forment dans l'écorce interne

(1) Heckel : *Sur la structure des Vanilles aphylles* (C. R. Ac., Sc., t. 129, 1899).

(2) Heckel : *Sur la formation des canaux sécréteurs dans les graines de quelques Guttifères* (C. R. Ac., Sc., t. 129, 1899).

Digitized by Google

durant la germination de la graine chez *Allanblackia floribunda*. Chez *Ochrocarpus siamensis*, ils apparaissent plus tôt, pendant le développement de l'embryon. Dans le groupe des Guttifères, il existe deux séries de plantes, à graines dépourvues de canaux sécréteurs : les unes n'en forment jamais pendant la germination (*Garcinia*), les autres en produisent (*Allanblackia*).

Les canaux gommeux de *Carludovica plicata* sont, d'après MICHEELS (1), schizolysigènes. Ils existent dans toutes les parties sauf la racine. Il n'y a pas de relation de continuité entre les canaux de la feuille et ceux de la tige.

GUIGNARD (2) étudiant les deux espèces de *Daniellia* connues (Papinionacées) suit le développement des canaux sécréteurs. Ce développement est conforme à celui que l'auteur a déjà observé dans une autre plante de la même famille, *Copaifera* (1892) ; il est schizolysigène. Les canaux sont encastrés dans le bois et se forment par écartement de quatre cellules cambiales, déjà sécrétrices, puisque l'orcanette colore dès ce moment le contenu du méat. Ces cellules ne proviennent pas d'un cloisonnement d'une cellule unique. En s'élargissant, le canal vient au contact d'autres cellules cambiales, adjointes aux premières et devenant sécrétrices comme elles. De plus la bordure du canal, simple ou double, disparaît autour de la cavité remplie d'oléorésine. On assiste à l'amincissement et à la désorganisation des membranes : la lamelle moyenne se détruit d'abord, laissant la membrane dédoublée et l'on voit même celle-ci perdre à peu à peu les réactions des parois lignifiées.

HABERLANDT (3) signale, chez *Ruta graveolens* et quelques autres plantes de cette famille, l'existence, entre les cellules épidermiques superposées aux glandes, de régions déterminées de la membrane, qui se font remarquer par leur nature pectique ou calleuse. L'épiderme se rompt là et les cellules turgescentes des poches sécrétrices émettent leur contenu à la surface. C'est là un moyen de protection contre l'atteinte des animaux, peut-être aussi contre la transpiration exagérée par le vent.

ROTHERT (4) décrit dans la moelle de divers *Cephalotaxus* des canaux sécréteurs analogues à ceux du *Ginkgo*. Certaines espèces ont aussi des trachéides au centre de la moelle.

Les canaux sécréteurs âgés de *Rhus verniciflua* se remplissent de

(1) Micheels : *Sur les canaux gommeux chez le Carludovica plicata* (Bull. Soc. bot. Belgique. 1900).

(2) Guignard : *Les Daniellia et leur appareil sécréteur* (Journ. de Bot., t. 16, 1902).

(3) Haberlandt : *Ueber den Entleerungsapparat der inneren Drüsen einiger Rutaceen* (Sitz. Ak. Wiss. Wien. math. naturw. kl., 1898).

(4) Rothert : *Ueber parenchymatische Tracheiden und Harzgänge im Mark von Cephalotaxusarten* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 17, 1899).

Digitized by Google

thylles, selon Mobius (1). Il en est de même des lacunes sécrétrices de nombreuses espèces de *Connarus*, d'après Costerus (2) ; ces thylles contiennent une quantité considérable d'amidon ; on les aperçoit extérieurement comme de petits points foncés sur les feuilles.

Les canaux à gomme - résine existent chez toutes les espèces de *Rhus* étudiées par Inui (3) et dans tous leurs organes. La moelle de *Rhus Toxicodendron* en est dépourvue. Les canaux s'observent déjà dans la radicule et les cotylédons de l'embryon. Ils sont schizogènes et entourés d'une, rarement de deux assises. La sécrétion est accompagnée de la disparition d'amidon.

Jumelle (4) décrit les plantes fournissant le caoutchouc de Madagascar et apporte enfin un peu de précision dans la connaissance de ces végétaux. Ce sont surtout des *Landolphia* et des *Mascarenhasia*. Les premiers donnent un caoutchouc rosé, les seconds le caoutchouc noir. Les plus riches sont *M. lisianthiflora*, puis *L. sphærocarpa* (Voir la prochaine revue d'anatomie).

Longo (5) retrouve les canaux décrits par les anciens auteurs chez toutes les Platopuntiées, mais non chez les Cylindropuntiées. Ces canaux courent dans le parenchyme cortical, ils sont ramifiés et anastomosés, à section circulaire ou elliptique. Autour d'eux se trouvent des cellules allongées rayonnantes et contenant de l'amidon et de la chlorophylle. Ils apparaissent tardivement, quand la croissance secondaire commence. Ce sont au début des cordons de cellules riches en protoplasme avec amidon et chlorophylle ; puis se forment des gouttes d'huile, tandis que le protoplasme se désorganise et que les membranes des cellules centrales deviennent mucilagineuses. De l'oxalate de calcium devient libre dans le canal par destruction de certaines cellules à cristaux.

Dans les racines aériennes des *Ficus magnolioides*, *rubiginosa*, *laurifolia*, Mirabella (6) décrit des laticifères qui ne se développent qu'après l'apparition de la couche cambiale. Ce sont de longs canaux cylindriques courant parallèlement au liber ou dans n'importe quelle direction ; leur membrane se colore en rouge brun par le chloroiodure de zinc; les gouttelettes qu'ils renferment prennent, avec le réactif

(1) Möbius : *Der japaniche Lackbaum Rhus verniciflua D C, etc.* (Abh. Senkenberg. Naturf. Ges., 1899).

(2) Costerus : *Les petits points foncés des feuilles des Connarus* (Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 1899, 2e suppl.).

(3) Inui : *Ueber den Gummiharzgang des Lackbaumes und seiner verwandten Arten* (Bot. Centralbl., t. 37, 1900).

(4) Jumelle : *Les plantes à caoutchouc du N. W. de Madagascar* (Rev. gén. de Bot., t. 13, 1901).

(5) Longo : *Intorno ai canali delle Opunzie* (Annuar. Ist. bot. Roma, 1897).

(6) Mirabella : *Sui laticiferi delle radici aeree di Ficus* (Contr. alla Biologia veg,. Palermo, t. 2, 1898).

Digitized by Google

précédent, les unes une teinte violette, les autres une teinte rouge. Beaucoup de ces canaux se terminent sous des ouvertures semblables à des lenticelles, d'autres se ramifient dans les cavités aériennes pour revenir de là vers le liber. Ces derniers semblent laisser de l'eau et prendre de l'air.

(*A suivre*). H. Ricôme.

ERRATUM

Par suite d'une transposition de cliché, la figure 6 du Mémoire de M. Leclerc du Sablon : « *Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres* » (page 24, n° du 15 janvier 1906), doit être remplacée par la suivante :

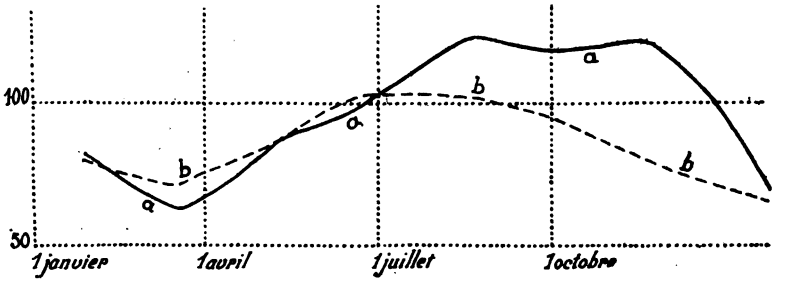


Fig. 6. — Courbes représentant les variations de l'eau dans le Chêne vert: *a*, racine ; *b*, tige.

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

Digitized by Google

SUR LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES A CHLOROPHYLLE,

A L'ABRI DU GAZ CARBONIQUE DE L'ATMOSPHÈRE,

DANS UN SOL AMIDÉ, A DOSE NON TOXIQUE,

par M. Jules LEFÈVRE

I

ORIGINE DE CES RECHERCHES

Sous l'action de la lumière, la plante verte réalise l'assimilation chlorophyllienne: elle absorbe le gaz carbonique et rejette l'oxygène. Contraire à la respiration, cette assimilation des plantes vertes sépare profondément les êtres chlorophylliens de ceux qui, privés de chlorophylle, restent soumis au processus respiratoire commun.

Ces échanges gazeux superficiels ne sont d'ailleurs pour la plante verte que le début d'un travail nutritif plus profond : travail de synthèse dont l'aldéhyde formique paraît la première étape, dont le glucose et l'amidon deviennent, par polymérisation, les produits presqu'immédiats.

Les plantes à chlorophylle, exposées à la lumière, dans l'atmosphère commune, normalement pourvue de 0,03 à 0,04 p. cent de CO^2, ont donc ce remarquable pouvoir de fabriquer par synthèse des molécules organiques complexes : hydrates de carbone, triglycérides, matières protéiques, dont elles trouvent les éléments dans l'acide carbonique de l'air, dans l'eau et les nitrates du sol.

Il y a environ 8 ans, tandis que j'exposais dans mes cours cette belle propriété de synthèse chez les tissus chlorophylliens, la discussion nous mit tout à coup en face de cette grave question : *La synthèse chez les plantes chlorophylliennes est-elle nécessairement liée aux conditions ordinaires de leur alimentation?* Exige-t-elle que le carbone, l'hydrogène, l'oxygène, l'azote, le soufre, etc., soient sous les formes

Digitized by Google

minérales simplifiées de CO^2, H^2O, AzO^3H, SO^4H^2, etc., offertes habituellement par la nature aux plantes? Ou bien au contraire cette fonction synthétique a-t-elle une puissance assez étendue, un champ assez vaste, une activité assez tenace, pour s'exercer encore sur un système chimique différent du précédent?

A cette question nulle réponse catégorique n'était alors possible. — « En principe, ai-je dit, rien ne s'oppose à ce que la plante verte « poursuive son travail de synthèse *sur un système d'aliments* « distinct de celui qu'elle trouve ordinairement, pourvu que ce « système lui offre, *sans cependant lui créer un milieu toxique*, tous « les matériaux nécessaires à la constitution de ses principes « immédiats et de ses réserves. On peut concevoir, par exemple, « que les amides constitutives de l'albumine — urée, oxamide, gly- « cocolle, tyrosine et leucines diverses — offertes comme aliments, « en arrivent sous la puissance synthétique de la plante verte, à « reconstituer cette molécule d'albumine elle-même.— L'expérience « apprendra peut-être un jour la réalité de cette hypothèse: Jusqu'ici « il nous est encore impossible d'en affirmer l'exactitude. »

Quelques mois plus tard je prenais à ma charge l'hypothèse présentée à mes élèves : je jetais les premiers fondements de la campagne expérimentale dont je présente les résultats dans cet article.

Ceci se passait dans le cours de l'année universitaire 1898-1899. Les importantes recherches de Lutz, les belles études de J. Laurent, de Molliard, de Macé et Perrier, qui d'ailleurs *ont eu une origine et des préoccupations nettement distinctes de celles de mes travaux*, n'existaient pas encore. En tout cas, si quelques-unes commençaient (1) à paraître, leur principe et leurs résultats m'étaient inconnus.

Mon travail marche donc *à côté* de ceux de ces auteurs, tout en les ignorant. Il ne les continue pas plus qu'il ne les précède et ne s'enchaîne directement avec aucun d'eux.

Cette importante remarque devait être faite, pour donner à la présente étude sa réelle signification.

(1) Thèse de Lutz, en janvier 1899.

Digitized by Google

II

EXAMEN CRITIQUE ET HISTORIQUE SUR L'EMPLOI DES MATIÈRES ORGANIQUES DU SOL

Vues générales. — Ma constante préoccupation, celle qui d'un bout à l'autre conduira mon plan d'expérience, est la *suppression totale de l'acide carbonique de l'air*. Je voulais ainsi tenter la nutrition de la plante verte, *en dehors de ses conditions normales d'existence*, par les seuls éléments chimiques du sol. Suivant l'hypothèse même dont j'ai indiqué la genèse, j'allais être conduit, en effet, à présenter au travail de synthèse de mes plantes, *comme unique aliment*, un système d'amides dérivé de la dislocation protéique.

Mais quel encouragement pouvais-je trouver dans cette voie ? La consultation suivante, à la fois critique et historique, va nous l'apprendre.

Pour présenter cette revue avec quelque méthode nous la diviserons ainsi :

1° Indications agronomiques sur l'emploi des matières humiques ;
2° Hypothèse et expériences sur l'emploi des matières azotées ;
3° Recherches sur l'absorption des hydrates de carbone ;
4° Les travaux récents sur l'utilisation des matières organiques.

Examinons successivement ces quatre ordres de recherches.

A. — Sur l'emploi des matières humiques.

Expérience fondamentale de de Saussure. — L'ancienne expérience de Th. de Saussure (1) sur l'absorption des matières sucrées par les racines est fort suggestive. Plongés dans la solution sucrée des pieds de *Polygonées* grandissent en absorbant une grande partie du liquide et 30 p. cent du sucre que contenait cette solution. Il paraît dès lors vraisemblable que les matières solubles du sol servent directement à l'alimentation des plantes : la théorie de la nutrition organique par l'humus est acceptée et enseignée dès le début du siècle dernier.

(1) Th. de Saussure : Recherches chimiques sur la végétation, 1804.

Digitized by Google

Théories de Liebig et de Boussingault. — Il en est ainsi jusqu'en 1844, époque où Liebig (1), se fondant essentiellement sur des vues théoriques, s'élève contre la théorie de l'humus et conclut que, l'acide ulmique ne pouvant être absorbé que par traces, l'*engrais ne concourt pas à la production du carbone de la plante.*

La conclusion de Liebig, après discussion, est acceptée par les auteurs. Boussingault (2) enseigne 20 ans plus tard que « la totalité « du carbone assimilé par les plantes a le CO^2 pour origine ». — C'est la théorie qui sera universellement acceptée dans l'enseignement jusqu'à ces dernières années.

Le CO^2 de la fermentation humique et le CO^2 atmosphérique. — Cependant l'utilité du fumier et du terreau est incontestable. — Boussingault l'explique par la combustion lente des *acides bruns* de l'humus qui produit une grande quantité d'acide carbonique. Mais successivement les expériences de Corenwinder (3), de Cailletet (4), de Dehérain et Vesque (5), de Moll (6), tendent à prouver que le gaz carbonique du sol ne peut être absorbé par les racines des plantes. — La théorie de l'utilisation directe des produits humiques à l'état de gaz carbonique ne paraît donc pas justifiée. C'est d'ailleurs une importante question sur laquelle nous aurons à revenir dans le cours de ce travail.

Il est vrai que l'humus et ses matières organiques ne sont nullement indispensables au développement des plantes : les cultures en milieux liquides de Sachs (7) et de Knop prouvent que le gaz carbonique de l'atmosphère est une source suffisante de carbone, pour le complet développement d'une plante à chlorophylle. Mais il ne s'en suit nullement que les produits humiques ne soient ni assimilables, ni utilisables, et qu'ils ne puissent être des adjuvants précieux du CO^2 atmosphérique ou des nitrates du sol pour la nutrition de la plante.

(1) Liebig : Chimie appliquée à l'agriculture ; 1844.
(2) Boussingault : Chimie agricole, t. IV, 1868.
(3) Corenwinder : Etudes sur les fonctions des racines des végétaux.
(4) Cailletet : Sur l'origine du carbone fixé par les végétaux à chlorophylle (C. R. Ac. d. Sciences, 1871).
(5) Dehérain et Vesque : Ann. agronom. 1876.
(6) Moll : Ueber den Ursprung des Kohlenstoffes in den Pflanzen ; Bied. Centralbl. VII ; et Ann. agronom., IV, 1878.
(7) Sachs : Physiologie végétale, p. 134.

Digitized by Google

Expériences de Grandeau. — De fait, dès 1872 et un peu plus tard encore, en 1878, Grandeau (1), dans ses recherches classiques sur les terres noires de Russie, est amené à reconnaître la fertilité remarquable des sols riches en humus ; mais il attribue cette fertilité uniquement *aux matières minérales,* la partie organique de l'humus ne lui apparaissant que comme un simple véhicule de ces matières.

Cette conclusion, plus théorique qu'expérimentale, ne donne donc aucune preuve contre l'utilisation des produits organiques contenus dans l'humus ; par contre, les travaux de Lawes et Gilbert (2), l'enseignement de Müntz et Girard (3), les recherches Petermann (4), quelques années plus tard, détruisent la théorie de Grandeau en concluant que *l'apport abondant de matières principalement carbonées, par le sol, active la végétation.*

Enseignement de Dehérain et Bréal. Retour à la théorie de l'humus. — Depuis quelques années d'ailleurs, la *théorie de l'humus, aliment organique,* a été remise en honneur par Dehérain et Bréal (5) et par Vollny (6), dont les travaux, sans fournir la preuve irréfutable désirée, fortifient singulièrement l'hypothèse de l'absorption et de l'utilisation des produits humiques (7). Nous verrons dans les travaux de Lutz une preuve presque décisive en faveur de cette théorie.

Au total, les essais agronomiques sur le rôle des produits humiques sont loin de s'opposer à l'hypothèse d'une nutrition par les matières organiques du sol.

Passons maintenant aux recherches faites sur la fixation de l'azote gazeux à l'état organique par le sol et par la plante verte. Cette consultation nouvelle ne sera pas moins encourageante que la première.

(1) Grandeau : Recherches expérimentales sur le rôle des matières organiques dans la nutrition des plantes (Ann. de la Stat. agron. de l'Est, 1878. C. R. A. d. Sc., 1872.

(2) Lawes et Gilbert : Jahresb. f. agrik. Ch. t. VIII, 1890.

(3) Müntz et Girard : Les engrais, t. I, 1891.

(4) Petermann : Rech. sur la dialyse des terres arables. Bul. de l'Ac. roy. de belg. ; 3e série, t. III.

(5) Dehérain et Bréal : Ann. agr., t. IX ; Bréal : Aliment. des vég. par l'humus et les mat. organ. ; Ann. agr., t. XX.

(6) Vollny : Ann. de la Sc. agron., 1898-1900.

(7) Molisch prétend qu'il existe dans le sol une oxydase produisant CO^2 et H^2O ; Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. zu Wien, XCVI.

Digitized by Google

B. — Sur la fixation de l'azote et sur l'utilisation des produits organiques azotés contenus dans le sol.

Premières expériences de Boussingault et de Ville. — Hostile à la théorie de l'humus, dès 1838, Boussingault (1) enseigne que la source essentielle de l'azote pour la plante est l'azote des nitrates et des sels ammoniacaux. Dans certains cas cependant Boussingault reconnaît qu'une partie de cet azote peut être empruntée à l'atmosphère. En effet une terre calcinée mouillée d'eau distillée ayant reçu des matières minérales, on détermine l'azote des graines, puis l'azote des plantes et du sol après l'expérience et l'on constate que le gain d'azote, *nul* pour un lot d'avoine, est *appréciable* pour un lot de légumineuses.

Après les travaux de Boussingault, la grande majorité des physiologistes admet la non-absorption de l'azote atmosphérique par les végétaux. Mais en 1853. G. Ville (2), dans une étude très soignée, observe nettement l'absorption de l'azote gazeux sur le cresson, le colza, le lupin, le blé, le maïs. — Cette fois le doute n'est plus permis : il y a fixation de l'azote atmosphérique par les plantes (3). Comment se réalise cette fixation ? Sous quelle forme l'azote est-il utilisé ?

Théorie de Schlœsing sur la circulation de AzH^3. — En 1885, Schlœsing (4) donne sa fameuse théorie de circulation de l'ammoniac atmosphérique et de l'absorption de cette matière par les plantes. Des expériences précises montrent à l'auteur qu'un liquide légèrement acide exposé à l'air absorbe 200 gram. de gaz ammoniac par hectare en un jour : soit 73 kilog. par an. L'azote serait donc utilisé par la plante à l'état de AzH^3.

D'où vient ce gaz ? — La mer en est une source importante :

(1) Boussingault : Loc. cit.

(2) G. Ville : Recherches expérimentales sur les végétations ; Paris, 1853, C. R., t. XXI, p. 578 ; t. XXXV, pp. 464 et 650 ; t. XXXVIII, pp. 705 et 723.

(3) Au surplus, le sol des forêts et même des hautes montagnes conserve sa fertilité (Dehérain : C. R., t. LXXIII).

(4) Schlœsing : Contrib. à l'étude de la chim. agr. — Encyclop. chim. de Frémy, 1885, p. 23.

Digitized by Google

après la mort des végétaux, l'azote est transformé en nitrates ou en ammoniaque. Ces substances, en grande partie drainées par le ruissellement, sont emportées par les fleuves jusqu'à la mer. — Ainsi la mer serait un réservoir d'AzH^3. De là, par diffusion, ce gaz se répandrait sur les continents pour être repris par les plantes. Ces vues théoriques sont justifiées par des expériences : Schlœsing a obtenu le développement de plantes (tabac) dans une atmosphère contenant de l'ammoniaque. — Bref, l'azote ammoniacal serait, d'après Schlœsing, la source constante d'azote nécessaire aux plantes.

Expériences de Berthelot sur la fixation de l'azote par les microorganismes. — Mais voici que, après avoir étudié quelques conditions de formation de AzH^3 dans l'atmosphère, spécialement par l'effluve électrique (1), M. Berthelot met en évidence la fixation de l'azote sur la terre végétale par les microorganismes (2). Les sols employés sont des sols stériles très pauvres en azote. Des expériences ayant été faites dans diverses conditions, les résultats obtenus ont été les suivants :

1° En milieu stérilisé, il n'y a aucun gain d'azote par la terre ;

2° Dans tous les autres cas, il y a un gain notable ; l'azote est donc fixé par les microorganismes ;

3° Ce n'est pas seulement la terre, ce sont aussi les phanérogames cultivées dans cette terre qui s'enrichissent d'azote : l'azote fixé est donc assimilable ;

4° L'azote est fixé non pas sous la forme d'AzH^3, mais à l'état organique ;

5° Le phénomène de fixation de l'azote à l'état organique est lié à la puissance végétative des microorganismes.

Tous ces faits sont remarquables ; mais ce que nous avons surtout à retenir ici c'est que *la phanérogame verte peut absorber et utiliser les matières organiques azotées du sol.*

Il est vrai que ces conclusions de Berthelot ont été mises en doute par Schlœsing (3) ; mais elles ont été de nouveau vérifiées par Joulie (4) ; sur une terre ensemencée de ray-grass et de trèfle,

(1) Berthelot : Ann. d. Chim., t. X, p. 51 ; t. XII, p. 453.
(2) Berthelot : Ann. d. Chim., t. XII et XIII ; 1884-85.
(3) Schlœsing : C. R., t. CVI.
(4) Joulie : Ann. agron., t. XII, p. 5.

Digitized by Google

il y eut gain d'azote par le sol et par les plantes. L'étude des légumineuses n'est pas moins suggestive.

Cas des Légumineuses. — Recherches sur les tubercules radicaux. — Les légumineuses sont depuis longtemps connues sous le nom de plantes *améliorantes*. Après vingt ans de recherches, l'agronome allemand, Hellriegel (1) annonce en 1886, à la réunion des naturalistes allemands, que « l'*azote atmosphérique suffit à produire, chez « les Légumineuses, un développement luxuriant. Les tubercules que « les Légumineuses portent sur leurs racines sont responsables de cette « assimilation. On peut à volonté provoquer ou empêcher leur éclosion « et le développement des légumineuses dans les sols dépourvus d'azote « si l'on ajoute à ceux-ci un peu d'infusion de terre cultivée. Ces expé- « riences échouent en l'absence de microorganismes* ».

En 1888, Hellriegel, en collaboration avec Wilfarth (2), complète ces résultats, en montrant que les légumineuses meurent dans un sol artificiel stérile, qu'elles se développent au contraire, avec production de tubercules, lorsqu'on ajoute l'infusion terreuse, à moins que celle-ci n'ait été chauffée à 100°, ce qui lui fait perdre toute influence sur le développement des tubercules radicaux.

Les recherches successives de Vuillemin (3), de Prazmowski (4), de Beyerinck (5), de Franck (6), ont alors révélé que les tubercules radicaux sont de véritables *mycorhizes*, c'est-à-dire des associations (7) de racines et de bactéries dans lesquelles les racines ont été déformées par le parasitisme. Ces bactéries fixatrices d'azote, Winogradsky (8) les découvre en 1895, les isole, les inocule et crée pour elles l'espèce *Clostridium pasteurianum*.

De ces remarquables études, il faut retenir : l'accumulation

(1) Hellriegel : Landw. vers. stat., t. XXXIII, p. 464.

(2) Hellriegel et Wilfarth, 1888 : Voir résumé de ces travaux dans Ann. agron. de Dehérain, t. XV, p. 5 ; et dans article Azote (André), Dict. de Richet, t. I, p. 977.

(3) Vuillemin : Ann. Sc. agron., 1881, t. I, p. 121.

(4) Prazmowski : Ann. agron., t. XV.

(5) Beyerinck : Jahresb. Agrikult., t. XI.

(6) Franck : Berichte bot. Gesell, t. VI.

(7) Ces symbioses ont sans doute un caractère assez général : les processus de tuberculisation des Orchidées décrit par N. Bernard en sont une preuve nouvelle (Bernard : Infection et tubérisation chez les végétaux. Revue générale des Sciences 15 janvier 1902).

(8) Winogradsky : Arch. Sl. de biologie ; Saint-Pétersbourg, 1895.

Digitized by Google

de l'azote par symbiose des microorganismes et des racines de légumineuses et surtout le fait capital que *la plante absorbe et utilise les matières organiques azotées produites par cette symbiose* (1).

Fixation de l'azote atmosphérique par les Cryptogames vertes inférieures. — En 1888, Frank (2) résumant toute la question de l'absorption de l'azote depuis Boussingault, avait déjà constaté l'enrichissement en azote du sol commun. Pour lui les algues qui végètent à la surface de la terre n'étaient pas étrangères à cette fixation de l'azote atmosphérique. Mais il pensait que la plus grande partie de cet azote était directement fixée par les feuilles grâce à un processus aussi général que l'absorption de CO^2.

Cette hypothèse invraisemblable, attaquée d'abord par Wilfarth (3), a été ruinée par les belles études de Schlœsing fils et Laurent (4), sur le développement du topinambour, du pois et du tabac. Ces auteurs ont montré qu'il y a bien absorption de l'azote atmosphérique, mais que cette absorption est d'abord réalisée par les cryptogames vertes (mousses et algues) qui végètent à la surface du sol. La couche située au-dessous de ces cryptogames n'absorbe pas l'azote, et, dès que l'on arrête le développement des plantes vertes inférieures, on arrête du même coup l'absorption de l'azote (5).

La conclusion est claire. Certaines algues communes à la surface de la terre commencent par fixer l'azote gazeux à l'état organique; les phanérogames vertes cultivées dans cette terre se développent aux dépens de ces produits organiques.

Telle est la fonction remarquable des cryptogames inférieures à chlorophylle. Cette fonction apparaît comme un facteur essentiel de la statique de l'azote en agriculture.

Résumons cet enseignement.

(1) Il faut noter toutefois la *crise d'inanition* que présentent les légumineuses lorsque la consommation de l'albumen est terminée et que les tubercules radicaux ne sont pas encore développés. Hellriegel et Wilfarth ont particulièrement insisté sur cette *crise* dans leurs cultures de légumineuses en sol non azoté.

(2) Frank : Lire dans Ann. de la Sc. agron. t. II 1888, la traduction des recherches de cet auteur sur la nutrition azotée des plantes.

(3) Wilfarth : Jahresb. Agrikult. Chemie, t. XIII, p. 118.

(4) Schlœsing fils et Laurent : Ann. Inst. Past., t. VI, 1890-91.

(5) Frank, malgré son hypothèse de fixation directe par les feuilles, reste le réel promoteur de la théorie du rôle fixateur de l'azote par les algues vertes.

Digitized by Google

Tous les faits se complètent et se corroborent. Microorganismes de Berthelot, tubercules radicaux (à Clostridium) de Hellriegel et de Winogradsky, cryptogames vertes de Schlœsing et Laurent fixent dans le sol l'azote à l'état organique. *Les phanérogames vertes absorbent ensuite ces principes azotés.* Je le répète, là est pour nous le fait essentiel ; car, *si la plante phanérogame à chlorophylle peut absorber des matières organiques pour en utiliser l'azote, il est bien difficile de ne pas admettre qu'elle en utilise aussi le carbone* (1). Le carbone organique serait donc utilisable.

C'est d'ailleurs ce que l'expérience directe va nous montrer.

C. — Recherches directes sur l'utilisation des hydrates de carbone et du carbone organique par les plantes a chlorophylle.

Vues préliminaires. — Pour expliquer le travail chimique de la fonction chlorophyllienne, Bœyer (2) a admis le premier la formation de l'aldéhyde formique par la formule : $CO^2 + H^2O = CH^2O + O^2$, en s'appuyant sur le fait que les plantes contiennent de l'alcool méthylique et de l'acide formique, et que la polymérisation de l'aldéhyde suffirait à expliquer la formation des hydrates de carbone à 6 atomes de carbone (3). — La synthèse du *formose* de Lœw (5) et surtout les recherches de Delépine (4) sur la formation de l'aldéhyde formique par la plante verte justifient cette théorie.

Ainsi, à peine extrait du CO^2 atmosphérique, le carbone est assitôt mis par la plante verte à l'état organique, et c'est sous cette

(1) Il y aurait encore lieu de rapporter ici des expériences, relativement anciennes qui prouvent l'absorption et l'utilisation de divers composés organiques azotés directement introduits dans le sol. En 1853, G. Ville (recherches expérimentales sur les végétations) avait déjà constaté l'assimilation des chlorhydrates de méthylamine et d'éthylamine, et remarqué que cet azote est aussi utile à la végétation que celui de l'ammoniaque. Plus tard, Franck (Landw. Jahr. 1888) tend à admettre l'utilisation de quelques matières organiques du groupe des amides (urée, acides urique et hippurique, glycocolle, leucine, tyrosine, asparagine). Par contre, de Varigny (Revue générale de botanique, 1892) considère les alcaloïdes tels que l'atropine comme inutilisables.

(2) Bœyer : Berich. deut. Chem. Gesell. 1870.

(3) A. Gautier a proposé une théorie analogue à celle de Bœyer (Chimie des plantes; Revue scientif. 1877).

(4) Lœw: Ann. Agron. 1883.

(5) Delépine: C. R. Ac. d. Sc. 1896.

Digitized by Google

forme qu'elle l'utilise ensuite pour l'élaboration de ses divers principes immédiats.

Ces premiers faits sont suggestifs : ils conduisaient à penser que la plante verte pouvait d'emblée s'alimenter du carbone de ce glucose, de ces sucres, de ces hydrates de carbone qu'elle produit si rapidement. — C'est ce que Bœhm a réalisé le premier.

Recherches de Bœhm et de Meyer. — On savait depuis Sachs (1) qu'il y a, chez les plantes vertes, balancement entre le glucose et l'amidon : ce dernier se produisant le jour dans les feuilles, et se solubilisant la nuit. — Or Bœhm (2), rappelant cette règle de Sachs, montre qu'on peut la prendre en défaut et faire naître l'amidon dans les feuilles laissées à l'obscurité, si l'on a le soin de les alimenter de sucre. — Dans ce but, des plantules de haricot préalablement étiolées par un séjour prolongé à l'obscurité, et ne contenant plus d'amidon, sont couchées sur une solution de glucose ou de sucre de canne. Au bout de 24 heures, elles contiennent de l'amidon. De ce fait, remarquable en lui-même, Bœhm tire cette conclusion que, dans la vie normale, la formation du glucose précède celle de l'amidon, et que la lumière ne fait que provoquer la précipitation du glucose.

A Meyer (3) répète et étend les observations de Bœhm. Le glucose, le lévulose, le galactose, peuvent être transformés en amidon par les cellules des végétanx supérieurs. Il en est de même pour le sucre de canne à 10 pour cent, après 12 jours de contact des feuilles. Le résultat est le même avec tous les alcools polyatomiques tels que la mannite et la dulcite.

Ces résultats sont encore confirmés par E. Laurent (4), en opérant non plus sur des portions de feuilles, mais sur des tiges étiolées de pomme de terre ne contenant plus trace d'amidon. Plongées dans ces solutions nourricières et laissées dans un endroit obscur, les tiges se chargent d'amidon. Les solutions employées sont la glycérine, le glucose, lévulose, galactose, saccharose,

(1) Sachs : Ueber den Einfluss des Lichts auf die Stärkebildung in den Pflanzen ; Jabresb. Agrik. Chemie. VII, 1864.

(2) Bœhm : Ueber Stärkekörnern aus Zucker ; (Jahr. agrik. Chemie, 1883).

(3) A Meyer : Ueber bildung von Stärkekörnern in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit u. Glycerin (Jahr. Agrik. Chemie, IX, 1886 ; Ann. agr. XII).

(4) E. Laurent : Ann. agronom., XIV, 1888.

Digitized by Google

maltose. — Il semble dès lors bien prouvé que les plantes vertes peuvent s'alimenter directement de ces sucres.

Expériences décisives. Conclusions. — Toutefois, il convenait encore de n'accepter cette conclusion qu'avec quelque réserve. Bœhm (1), reprenant ses expériences sur les feuilles du *Sedum spectabile*, avait obtenu encore de l'amidon, bien que ces feuilles fussent simplement mises au contact d'une *solution salée*. Il pouvait donc se faire que dans toutes les expériences précédentes, la solution sucrée n'eût pas d'autre effet qu'une plasmolyse due à la déshydratation des tissus de la plante en présence de solutions concentrées à 10 ou 15 %.

Mais E. Laurent (2) et Bokorny (3) à leur tour, ont obtenu de l'amidon avec des solutions à 2, 5, à 1 et même 0,5 pour cent. Et, plus récemment encore, Acton (4) et Assfahl (5) ont confirmé ces nouveaux résultats, l'absorption du sucre n'est donc pas douteuse.

Tel était, en somme l'état de la question en 1899, époque ou j'ai posé mon hypothèse de nutrition des plantes vertes en inanition de CO^2, avec les amides constitutives de l'albumine.

La consultation des auteurs pouvait en effet se résumer pratiquement pour nous dans la formule suivante : *Rien ne s'opposant, en principe, à la nutrition organique des phanérogames vertes par le sol, il nous est permis maintenant de tenter, selon notre hypothèse, de les nourrir par la seule source organique souterraine, en les maintenant en inanition de tout CO^2 atmosphérique.*

Cette formule est en effet celle qui inspire dès le début mes recherches et qui dirige le programme d'exécution dont on lira plus loin le détail.

D. — Travaux récents sur l'absorption des matières organiques.

En terminant notre revue critique sur la nutrition organique des plantes vertes, nous devons cependant encore une mention spéciale à des recherches très récentes consacrées elles aussi à

(1) Bœhm : Stärkebildung in den Blättern von Sedum spectabile ; Wollny's Forschungen, 1889.
(2) E. Laurent : loc. cit.
(3) Bokorny : Land. Vers. Stat. XXXVI, 1889.
(4) Acton : Proceedings Roy. Soc., XLVI ; Ann. agr. 1891.
(5) Assfahl : Ann. agron.. XX, 1894 ; Bot. Centralblatt, LV.

Digitized by Google

l'utilisation des matières organiques. Nous leur donnons une place spéciale; et cela se comprend, non-seulement à cause de leur intérêt, non-seulement parce qu'elles sont les dernières venues, mais parce qu'elles sont restées étrangères au dossier bibliographique qui a servi de base à mes recherches (1).

Ces travaux comprennent deux parties essentielles que nous allons examiner successivement, à savoir :

L'absorption des amines et l'absorption des hydrates de carbone par les racines des plantes vertes.

Absorption des amines. — Travaux de Lutz. — Les travaux de Lutz (2) sur l'absorption des amines, complètent les anciennes recherches de G. Ville.

Les pots de culture, le sable siliceux ont été chauffés par stérilisation au rouge. Les graines ont séjourné au moins cinq minutes dans le sublimé à 1/2000. La cloche destinée aux cultures a été lavée au sublimé et repose elle-même sur une solution de même nature. Ces précautions de stérilisation prises, Lutz tente sur *Zea Maïs, Cucurbita maxima, Helianthus annuus, etc.*, l'absorption de diverses amines mélangées à ces terres artificielles. Il étudie ainsi les trois méthylamines, l'éthylamine, la propylamine, l'amylamine, l'aniline, la naphtylamine, etc., enfin, quelques alcaloïdes tels que caféine, quinine, cocaïne, atropine, morphine. Pour chaque expérience, l'azote est dosé dans un lot de graines, puis dans les plantes après une certaine durée de développement en sol aminé. Lutz constate que les amines provenant de la substitution dans l'ammoniaque de un ou plusieurs radicaux à exposants peu élevés peuvent servir de sources d'azote directement assimilables pour les phanérogames, sans avoir d'ailleurs à subir dans le sol une transformation préalable en sels ammoniacaux ou en nitrates.

Par contre, les phénylamine, naphtylamine, les alcaloïdes ont exercé une action toxique sur les plantules (3). En un mot, les

(1) Au surplus, suffisamment édifié dès 1899 sur l'utilisation par la plante verte des produits organiques du sol, entraîné d'ailleurs vers un but très différent, j'ai négligé jusqu'à ces derniers temps, les travaux récents qui ont été publiés pour compléter les anciennes données relatives à cette utilisation.

(2) Lutz : Thèse de Paris ; Masson, 1899.

(3) Il y a là une critique à faire relativement aux conclusions de Lutz. — Cet auteur emploie, dans tous les cas, la même dose d'amine, 0 gr.5. Ne tenant pas compte de la toxicité relative des amines, ne cherchant pas les doses non toxiques, il conclut prématurément à l'inutilisation absolue de certaines amines. Nous reviendrons d'ailleurs sur cette question.

Digitized by Google

amines de faible poids moléculaire sont aisément assimilables. Or, elles abondent dans les fumiers ordinaires et dans les engrais de poissons ou mollusques putréfiés. On s'explique ainsi la rapidité d'action de ces fumiers sur la végétation.

Absorption des hydrates de carbone, de la glycérine, des produits solubles de l'humus. Etudes de J. Laurent. — Les travaux de Bœhm, Meyer, E. Laurent, Bokorny, Acton, Assfahl ne montrent pas l'absorption des solutions sucrées par les racines. En 1899, les premières recherches de Mazé (1) fournissent à ce sujet des indications déjà précieuses. Mais ce sont les études de J. Laurent (2) qui tranchent la question en prouvant que la plante verte, par un processus analogue à celui des animaux, peut prendre, pour le moins, une partie de sa nourriture dans les hydrates de carbone absorbés par les racines.

J. Laurent se propose tout d'abord d'obtenir des cultures *pures* à l'abri des fermentations bactériennes. Les graines (maïs, haricot, blé) sont immergées pendant deux heures dans la solution de sublimé à 1/500e. Les cultures ont lieu avec solutions minéralisées par formule de Detmer, et stérilisées à l'autoclave à 120°. Diverses substances nutritives sont ajoutées à ces solutions. Les dosages de ces substances, avant et après l'expérience, indiquent le poids absorbé par la plante. J. Laurent prouve ainsi successivement que :

1° Le glucose intervient dans la croissance de la plante et favorise, selon la théorie de Palladine (3), et l'indication de Mazé (4) le développement de la chlorophylle ; 2° Même à l'obscurité, le glucose absorbé peut suppléer à l'assimilation chlorophyllienne, ainsi que l'avait aussi constaté Mazé ; mais à l'obscurité le glucose absorbé ne donne pas d'amidon ; 3° Le sucre de canne est absorbé après interversion lente par les racines ; 4° Mais les racines sont incapables de digérer extérieurement l'amidon même à l'état d'empois. L'auteur conclut que *les plantes peuvent, à la façon des animaux, emprunter le carbone qui leur est nécessaire à certaines substances*

(1) Mazé : Assimil. des hydrates de carbone et élaboration de l'azote organique dans les végétaux supérieurs. C. R. Ac. d. Sc., 1899.

(2) J. Laurent : Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques. Thèse de Paris, 1903.

(3) Palladine : C. R. Ac. d. Sc., 1899.

(4) Mazé : *loc. cit.*

Digitized by Google

organiques et exceptionnellement, chez les végétaux à chlorophylle ou à pigment, à ce mode d'alimentation carbonée vient s'adjoindre la décomposition du gaz carbonique sous l'influence des rayons solaires.

Les conclusions de J. Laurent sont encore confirmées par les recherches de Mazé et Perrier (1) qui montrent également l'utilisation des sucres par la plante verte, tandis que Molliard (2), cultivant des radis en solution concentrée de glucose, obtient des tubercules remplis d'une abondante réserve d'amidon.

Ainsi, tous les faits, anciens ou récents, s'accordent pour prouver que la plante verte peut absorber par ses organes souterrains et employer pour la nutrition les matières organiques du sol.

Assurément, ainsi que nous le disions dans une communication récente (3) « ces faits sont déjà fort suggestifs. Mais une question « plus grave encore est celle de savoir si la plante peut vivre en « complète inanition de gaz carbonique, tout en réalisant la synthèse « de son protoplasma, de ses tissus et de ses organes à l'aide des « seuls constituants amidés de l'albumine ajoutés au sol (4) ».

Tel est, en effet, l'important problème de physiologie végétale et de biologie générale pour lequel j'ai entrepris la laborieuse étude expérimentale exposée dans cet article.

Pour développer cette étude avec ordre, nous présentons d'abord les vues théoriques et critiques qui déterminent l'emploi et le choix de l'aliment amidé ; nous indiquons ensuite la méthode expérimentale et les appareils, le choix des plantes et la préparation des terres de culture ; puis nous détaillons les expériences de croissance des plantes, les études critiques qui les justifient, les épreuves de poids sec sur la nutrition, les études relatives à l'influence de la lumière. Enfin, dans un dernier chapitre, nous résumons les lois obtenues en cherchant la place qu'elles doivent prendre dans les doctrines biologiques générales.

(1) Mazé et Perrier : C. R. Ac. d. Sc., 20 août 1904.

(2) Molliard : Ac. d. Sc., 21 novembre 1904.

(3) J. Lefèvre : Ac. d. Sc., 17 juillet 1905.

(4) Il est juste toutefois de rappeler ici que J. Laurent (*loc. cit.*, p. 44) a réalisé quelques expériences à l'abri de CO^2, en solutions de glucose. Mais ces expériences sont simplement destinées à voir si le glucose peut suppléer à l'*insuffisance* de l'assimilation chlorophyllienne.

Digitized by Google

III

VUES THÉORIQUES SUR L'EMPLOI DE L'ALIMENT AMIDÉ

Ce chapitre comprendra lui-même deux parties, à savoir :

1° Théorie bio-chimique de la synthèse albuminoïde chez les plantes vertes ;

2° Notions sur la constitution amidée de la molécule d'albumine.

A. — Théorie bio-chimique de la synthèse chez les plantes vertes.

Nous avons déjà parlé de la théorie de Bœyer (1) et de Delépine (2), sur la formation de l'aldéhyde formique dans le travail chlorophyllien, d'après la formule :

$$CO^2 + HO^2 = CH^2O + O^2.$$

Nous avons vu comment Lœw (3), par polymérisation de l'aldéhyde formique, réussit à préparer le *formose*, substance analogue au glucose. De là l'idée très fondée qu'une polymérisation analogue se produit chez les plantes vertes en donnant le glucose et les hydrates de carbone :

$$6\,(CH^2O) = C^6H^{12}O^6.$$

Lœw va plus loin. En présence de l'ammoniaque contenu dans les tissus de la plante, l'aldéhyde formique se transforme en aldéhyde aspartique avec élimination d'eau, et l'on a :

$$4\,CH^2O + AzH^3 = C^4H^7AzO^3 \text{ (aldéh. aspart.)} + 2\,H^2O.$$

A partir de l'aldéhyde aspartique, une polymérisation analogue à celle qui donne le glucose, formera un corps azoté à 12 atomes de carbone, d'après la formule suivante :

$$3\,C^4H^7AzO^3 = C^{12}H^{17}\,Az^3O^4 + 2\,H^2O.$$

Enfin, une réduction au contact de H^2S et de l'hydrogène naissant suffira pour donner la molécule d'albumine d'après cette réaction :

$$6\,C^{12}H^{17}\,Az^3O^4 + 6\,H^2 + H^2S = \underset{\text{(albumine)}}{C^{72}H^{112}\,Az^{18}\,SO^{24}} + 2\,H^2O.$$

(1) Bœyer : *loc. cit.*
(2) Delépine : *loc. cit.*
(3) Lœw : *loc. cit.*

Digitized by Google

Cette théorie de Lœw donne un rôle fondamental à l'aldéhyde aspartique dans la synthèse de l'albumine. De fait, l'asparagine est un des dés produits azotés les plus importants de la germination ; on la rencontre en abondance dans la plantule, dans les bourgeons, en un mot dans les tissus en voie de formation (1).

Si cette théorie est fondée — et il n'y a rien qui s'oppose à ce qu'elle le soit — la plante verte, capable d'opérer la synthèse de l'albumine avec une amide, n'a donc pas un besoin absolu de carbone atmosphérique pour constituer la matière protéique de ses cellules et de ses tissus, pourvu qu'on lui fournisse un aliment amidé convenable dont la toxicité ne porte pas atteinte a la vitalité de la plante.

Quand à l'amidon et aux hydrates de carbone, on peut supposer avec Belzung (2) qu'ils résulteront aisément, par régression ou dislocation, de la molécule protéique formée, comme cela se fait pour le glycogène des animaux.

Mais quels sont ces amides chimiquement nécessaires à la constitution de l'albumine ? C'est ce que nous devons chercher à comprendre en examinant successivement les produits de dislocation de l'albumine et l'idée que la connaissance de ces produits nous permet d'avoir sur la constitution amidée des matières protéiques.

B. — Sur la constitution amidée de la molécule d'albumine.

On sait déjà que la dislocation de la molécule d'albumine par le travail nutritif des êtres vivants, conduit au schéma général suivant : (3)

Décomposition albumine = *glycogène* (amidon ou glucose) + *urée*

(1) D'après A. Gautier (Chimie biolog. ; Diction. de Physiol. de Ch. Richet, article albumine, t. I, p. 196) c'est au groupement cyanhydrique C Az H, caractéristique des nitriles, et dû, dans l'espèce, à la réduction des nitrates, groupement que l'on rencontre dans une foule de tissus, qu'il convient de rapporter, en raison de son affinité pour les aldéhydes, la formation de l'albumine par l'aldéhyde formique. La formule de synthèse très simple, pour une molécule d'albumine à 62 atomes de carbone serait :

$$45CH^2O + 17CAzH + 21H^2 = C^{62}H^{103}Az^{17}O^{22} \text{ (albumine)} + 23H^2O$$

(2) Belzung : La chlorophylle et ses fonctions. Thèse de Paris. 1889.

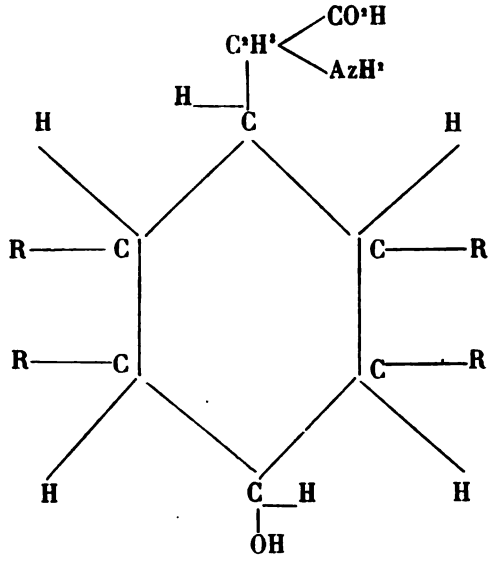
(3) A. Gautier : Chimie biolog. et Chimie de la cellule vivante; Paris, Masson.

Digitized by Google

+ *corps gras* + *cholestérine* + *glycocolle* (leucines ou acides amidés) + *tyrosine*.

Mais ce sont surtout les beaux travaux de Schutzenberger (1) sur la décomposition par l'hydrate de baryum à haute température de l'albumine qui nous révèlent la réelle structure de cette molécule complexe.

Autour d'un noyau *hexagonal* de tyrosine, sont disposées des chaînes atomiques complexes commandées par les radicaux de l'*urée* et de l'*oxamide* et dont les chaînons sont les *leucines* en $C^n H^{2n+1} AzO^2$ et les leucéines en $C^n H^{2n-1} AzO^2$. De sorte que la molécule d'albumine apparaît, suivant le schéma même de Schutzenberger et de A. Gautier, sous la forme suivante :

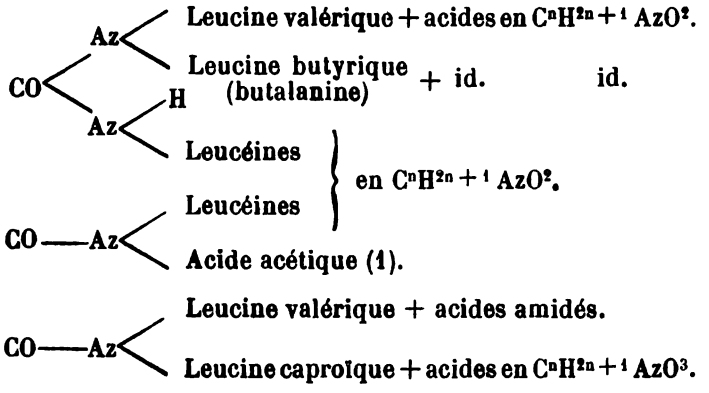


Schutzenberger détermine la nature atomique de la chaîne R qui entre 4 fois dans la molécule d'albumine. Cette chaîne comprend deux têtes fondamentales d'urée et d'oxamide portant 8 chaînes

(1) Schutzenberger : Traité de chimie générale. Bull. Soc. chim., XXXIII et XXXIV. Conférence de la Soc. de Chim., in Rev. Soc. 24 juillet 1886. Sur la synth. des albuminoïdes, C. R., XCII, 1891. Sur la transf. des album., C. R., CXV, p. 764.

Digitized by Google

secondaires dont 6 formées de chaînons amidés, comme l'indique ce nouveau schéma, caractéristique de R :



Les études théoriques précédentes nous amènent donc, à priori, à envisager la synthèse de l'albumine à partir des matières fondamentales suivantes :

	Urée	$COAz^2H^4$
	Oxamide	$C^2O^2Az^2H^4$
(Acide amido-acétique)	Glycocolle	$C^2H^5AzO^2$
(Isomère de l'acide amido-propionique)	Alanine	$C^3H^7AzO^2$
(Leucine butyrique ou butalanine)	Acide amido-butyrique	$C^4H^9AzO^2$
(Leucine valérique)	Acide amido-valérique	$C^5H^{11}AzO^2$
(Leucine propr^t dite)	Acide amido-caproïque	$C^6H^{13}AzO^2$

Tous ces produits sont suffisamment solubles pour être transportés avec l'eau, s'ils sont toutefois absorbables par la plante. Ce sont ces amides que nous nous proposons en principe de donner à la plante verte pendant l'inanition de CO^2.

(1) On sait que le glycocolle n'est autre chose que l'acide amido-acétique. Le glycocolle existe donc virtuellement dans la constitution de chacun des groupements R.

(A suivre).

Digitized by Google

UN PROCÉDÉ DE TRAITEMENT DES GRAINS AVARIÉS

par MM. DASSONVILLE et BROCQ-ROUSSEU

(Planche 8).

Lorsque les grains qui servent à l'alimentation de l'homme et des animaux sont *moisis*, ils sont envahis (1) par un champignon, le *Streptothrix Dassonvillei*, qui est la cause de leur altération.

En se développant sur les grains, le parasite leur donne un aspect grisâtre, ridé, et provoque la formation de corps volatils qui ont l'odeur du moisi. Par le seul fait de la mauvaise odeur qu'ils exhalent, les grains deviennent impropres à la consommation.

Ce champignon respecte la plupart des matières alimentaires des grains (en particulier l'amidon). Si donc, l'on pouvait tuer le champignon et débarrasser les grains des corps odorants qu'il produit, on rendrait consommables des denrées qui n'ont pas sensiblement perdu leur valeur nutritive, en même temps qu'on assurerait leur conservation ultérieure.

Or, ainsi que nous l'avons montré, les produits volatils auxquels est due l'odeur du moisi, sont facilement entraînés par un courant d'air chaud : de plus, le mycelium, qui vit uniquement à la surface du grain et ne pénètre pas à son intérieur, ne résiste pas à une température supérieure à 70° ; enfin, pour se développer, les formes de résistances du parasite exigent une proportion d'eau notable.

Par conséquent, si, à l'aide d'un dispositif spécial, nous brassons des grains moisis à travers un courant d'air chaud et pendant un temps suffisant, nous parviendrons à chasser les produits odorants, à détruire les organes végétatifs du parasite et à éliminer l'excès d'eau qui est susceptible de nuire à la conservation ultérieure du lot.

(1) Voir *Revue générale de Botanique*, Tome XVI, (1904), p. 219 ; Tome XVII, (1905), p. 417.

Digitized by Google

Ces grains seront ainsi redevenus consommables et leur conservation sera définitivement assurée. Le problème est actuellement résolu, non seulement au point de vue théorique, mais dans les conditions de la pratique industrielle.

Avec M. Lequeux, nous avons construit un appareil qui permet de remettre en parfait état les grains moisis les plus avariés (blé, seigle, avoine, maïs, riz, café... etc). et qui traite 50 quintaux de grains par journée de 10 heures.

En voici le dispositif :

L'appareil se compose d'un cylindre A mobile autour de son axe ; il est divisé par des cloisons en tôle perforée, qui s'étendent sur toute sa longueur. C'est dans ce cylindre qu'on introduit, par une des ouvertures F dont il est muni, les grains à traiter. En tournant, le cylindre brasse continuellement les grains qu'il renferme.

Un ventilateur V envoie à travers un calorifère de l'air qui s'échauffe et pénètre ensuite dans l'appareil à une vitesse de 11 mètres à la seconde, et à une température comprise entre 180 et 200. L'air chaud rencontre les grains, qui en raison du brassage dont ils sont l'objet, présentent la plus grande surface possible à son action.

Le *Streptothrix* est détruit ; les produits volatils et la vapeur d'eau en excès sont entraînés à l'extérieur.

La masse des grains s'échauffe très lentement : les résultats recherchés sont atteints et l'opération est terminée avant que la température de la masse n'ait atteint 55 et même souvent 50 degrés. D'ailleurs un registre à quatre voies permet d'interrompre le courant d'air chaud et de lui substituer, suivant les nécessités, un courant d'air froid afin d'éviter que la température devienne trop élevée dans l'appareil et puisse altérer la contexture des grains.

A la suite du traitement, les grains sont débarrassés non seulement de leur odeur de moisi et de leur eau en excès, mais encore de tous les microorganismes superficiels qui sont éliminés sous forme de poussières. Par le frottement des grains les uns contre les autres ceux-ci se trouvent nettoyés et prennent un aspect des plus séduisants.

On peut avec le même appareil assurer en particulier la des-

Digitized by Google

truction du charançon, qu'il soit à l'état de larve, d'œuf ou d'insecte parfait.

Il suffit, pour cela, de prolonger l'opération jusqu'à ce que les grains aient atteint une température de 60°.

On peut, en outre, à l'aide d'un tamis spécial disposé suivant l'axe du cylindre, recueillir les cadavres de ces insectes, de façon à en débarrasser complètement le lot des grains traités. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce point particulier dans une prochaine note.

Le prix de revient du traitement est relativement insignifiant (environ 0 fr. 20 par quintal). Pour une journée de 10 heures, permettant de traiter 50 quintaux de grains avariés au point d'être inconsommables, la dépense est approximativement la suivante :

Production du mouvement et chauffage du calorifère	5 fr.
Main d'œuvre (un homme)	5 fr.
Total	10 fr.

L'appareil décrit ci-dessus convient aux exigences d'une exploitation industrielle.

Pour les besoins de l'agriculture, on construit de petits appareils tournant à la main et utilisant n'importe quel combustible. Ce modèle répond aux besoins des postes aux colonies et leur rendrait, croyons-nous, des services importants.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 8

I. — Élévation.

1. *Vue de face.* — A, cylindre contenant les grains ; F, ouverture par laquelle on introduit les grains ; E, arrivée de l'air chaud ; H, sortie de l'appareil des produits volatils ; I, récepteur de poussières ; B, calorifère ; C, tuyau amenant l'air du calorifère dans le cylindre ; V, ventilateur ; M, un pilier de l'appareil ; D, P, transmissions du mouvement au cylindre.
2. *Vue de profil.* — A, cylindre ; L, D, P, transmissions du mouvement au cylindre.

II. — Coupe.

Mêmes lettres que pour l'élévation.

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*suite*).

FRAXINUS EXCELSIOR L. (Frêne).

D'un point végétatif effilé, comme celui de *Galium Cruciata* nous passerons à un point végétatif très large et aplati, celui du Frêne (*Fraxinus excelsior*). Les deux exemplaires que je décrirai appartenaient à des branches vigoureuses en voie d'active végétation.

Aspect général du sommet

1° *En coupe médiane.* — On sait que les feuilles du Frêne sont composées, avec une foliole terminale impaire. Le point végétatif examiné à un faible grossissement se présente sous l'aspect que montre la fig. 28. En *S* est le sommet végétatif, avec les ébauches des premières feuilles *F1*. Au-dessous, en *v2*, sont les cellules du méristème vasculaire dans le second segment foliaire. Le sommet végétatif est surmonté par les deux jeunes feuilles du troisième verticille, *F3*, *F'3*. Elles sont coupées suivant leur plan médian, et les points *F3* et *F'3* marquent le sommet de leur foliole impaire.

Ces deux jeunes feuilles sont parcourues par un méristème vasculaire qui est ombré sur la figure. En suivant ce méristème depuis son sommet *v3*, on le voit s'élargir à la hauteur de *va* et se bifurquer. Une de ses parties descend, tout le long de la feuille, dans une direction parallèle à la face dorsale et se continue dans le segment foliaire suivant *v4* pour aller se raccorder avec le méristème vasculaire de la cinquième paire de feuilles. L'autre partie, située à la face supérieure de la feuille, forme une bande moins épaisse,

Digitized by Google

renflée cependant en certains points *va*, *vb*, *vc*, *vd*. Ces renflements sont situés à la hauteur des folioles, comme nous pourrons le voir dans la figure suivante ; ils marquent donc les points de raccordement du méristème vasculaire des folioles avec celui du pétiole principal.

Vers sa base, la feuille est fortement renflée, et ce renflement

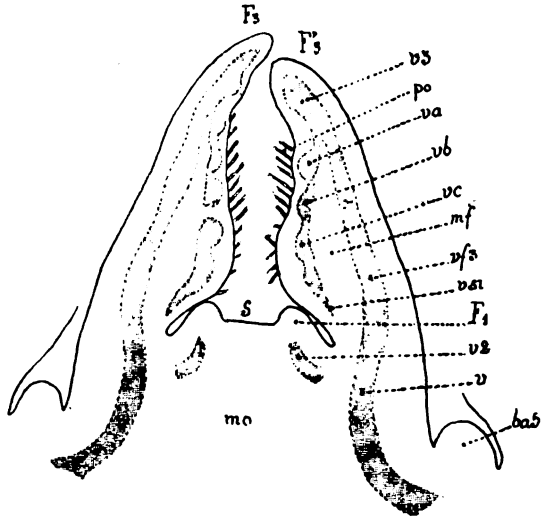


Fig. 28 — *Fraxinus excelsior* L. — *S*, Sommet de la tige. — *F1*, 1re paire de feuilles ; *F3*, *F'3*, 3e paire de feuilles ; *v2*, région vasculaire du 2e segment foliaire ; *v3*, méristème vasculaire de la foliole terminale de la 3e feuille ; *va*, *vb*, *vc*, *vd*, méristème vasculaire des folioles ; *mf*, moelle foliaire ; *vf3*, méristème vasculaire dorsal de la 3e feuille ; *vsi*, partie basilaire du méristème vasculaire supérieur de la 3e feuille ; dans la coupe médiane fig. 28, cette partie est écartée de *vf3*, et la moelle foliaire *mf* communique avec la moelle centrale *mo* ; dans la coupe fig. 29, qui est un peu tangentielle, les deux méristèmes vasculaires se rejoignent à la base de la feuille *vsi* ; *po*, poil (40/1).

est dû, pour la plus grande part, au développement d'une région médullaire entre les deux bandes vasculaires. Près de l'aisselle foliaire, la bande vasculaire supérieure se termine en pointe *vsi* et laisse entre cette pointe *vsi* et la bande vasculaire inférieure *vf3* un espace par lequel la moelle foliaire *mf* communique avec la moelle centrale *mo*.

2° *En coupe tangentielle.* — A mesure que les coupes de la série s'éloignent de la coupe médiane, la foliole terminale diminue

Digitized by Google

d'importance et finit par disparaître ; en revanche, les folioles latérales deviennent plus longues et plus larges. La coupe de la fig. 29 est choisie en un point où les folioles latérales sont déjà bien visibles, sans que la foliole terminale *v3* ait complètement disparu.

Nous constatons d'abord que la longueur de la troisième feuille, *F3*, *F'3*, ainsi que son épaisseur, ont diminué ; cela se comprend, puisque la coupe est tangentielle et que la longueur et l'épaisseur de la feuille entière atteignent leur maximum dans le plan de la nervure médiane. Les folioles *va*, *vb*, *vc*, *vd* commencent à proéminer sur le bord du pétiole principal et le méristème vasculaire se prolonge dans chacune d'elles. Un peu au-dessous de la quatrième foliole latérale *vd*, les deux parties du méristème vasculaire *vs*, *vi*, se trouvent séparées par la moelle foliaire *mf*. A la hauteur de l'aisselle foliaire, la section transversale du pétiole se rétrécit ; alors la coupe longitudinale passe à cet endroit dans une région moins centrale que *mf*, et l'on voit les deux bandes vasculaires se rapprocher et se confondre en *vsi*.

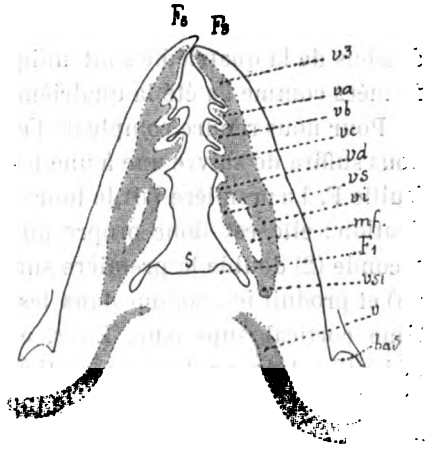


Fig. 29. — *Fraxinus excelsior*. Sommet de la tige, coupe un peu tangentielle. — Mêmes lettres que fig. 28.

Point végétatif et première feuille

A. Coupe tangentielle. — Nous avons déjà vu, à propos du Chèvrefeuille que dans un point végétatif étendu, il n'était possible de retrouver la superposition régulière des assises initiales que dans des coupes tangentielles. Nous utiliserons cette remarque à propos du point végétatif du Frêne, et pour en aborder l'étude, nous étudierons d'abord une coupe située très près de la région médiane, sans coïncider cependant avec le plan médian de la première feuille (*fig.* 30).

Digitized by Google

Le point végétatif est à gauche, en *S*. On y voit de nombreuses assises horizontales et l'on pourrait penser, en les voyant, que beaucoup d'entre elles doivent jouer le rôle d'assises initiales.

Il n'en est rien. Ce point végétatif si étendu n'a que trois assises initiales : une pour l'épiderme (1), une pour le méristème cortical (2), une pour le méristème vasculaire (3). La quatrième (4), n'est qu'une assise segmentaire de la troisième. Celles qui sont situées au dessous de la quatrième sont uniquement des assises médullaires, formées comme l'a été la quatrième.

Pour nous rendre compte de l'exactitude de cette affirmation, il nous suffira de suivre une à une les assises 1, 2, 3, 4, jusque dans la feuille F. La première fait le tour de l'ébauche foliaire, sans modification : elle est donc propre au méristème épidermique (*é*). La seconde (2) double la première sur la face supérieure de la feuille (*cs*) et produit ici, comme dans les exemples antérieurs, le méristème cortical supérieur. En *c*, et même un peu avant, elle se dédouble et donne la zone corticale externe *ce*, avec une cellule d'épaisseur, et la zone corticale interne *ci* ; celle-ci devient de plus en plus épaisse vers le bas : son assise interne est indiquée par les lettres *ci'*, *ci''* : Tout ce méristème cortical, supérieur et inférieur, se forme de la même manière que dans les précédents exemples.

La troisième assise produit le méristème vasculaire. En partant de l'assise (3) on arrive, après avoir contourné la cellule *m*, dans un massif de cellules *v*, *v'*, qui a produit le méristème vasculaire de la feuille. Ces cellules sont encore régulièrement disposées : certaines d'entre elles montrent très nettemeut le contour d'une cellule primitive qui a été subdivisée par une ou plusieurs cloisons transversales. Ces files sont, par exemple, très régulières entre les trois points *v*, *v'*, *v''*. Au dessous de *v''*, les cloisons passent peu à peu de la direction transversale à la direction tangentielle, et elles forment une bande méristématique assez épaisse, qui traverse en *vr*, *v2* le second segment foliaire et va se raccorder plus bas avec le méristème vasculaire de la troisième feuille.

Enfin la moelle présente ici une disposition caractéristique, qui vient à l'appui des délimitations qui précèdent. Suivons la quatrième assise vers la droite (4) ; nous arrivons près de l'aisselle foliaire à une cellule *m*, qui semble bien un segment détaché de la troisième assise. Or, les deux cellules qui précèdent la cellule *m*

Digitized by Google

présentent bien l'aspect et la forme des cellules médullaires en voie d'active division : c'est le début de la moelle foliaire. Cette moelle est encore mieux caractérisée dans les files de cellules voisines, *m1* : nous les voyons s'étager en nombreux éléments suivant les trois branches terminales du pointillé *m1*, jusqu'auprès de *v''*. La netteté de cette différenciation médullaire foliaire est

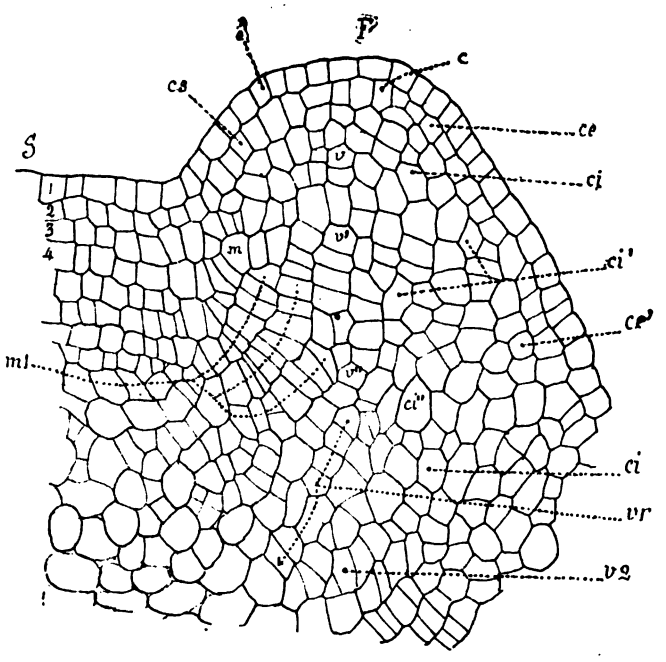


Fig. 30. — *Fraxinus excelsior*. Feuille terminale de droite. — *S*, Sommet végétatif ; *1*, *2*, *3*, *4*, cellules initiales ; *é*, méristème épidermique ; *cs*, méristème cortical supérieur ; *c*, méristème cortical inférieur ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, *ci'*, *ci''* zone corticale interne ; *v*, *v'*, *v''*, *v2*, méristème vasculaire foliaire ; *m*, *m1*, moelle foliaire.

d'ailleurs l'une des raisons qui m'ont conduit à figurer cette coupe. Nous voyons ainsi comment le méristème vasculaire foliaire va se trouver peu à peu partagé en deux parties : une bande supérieure, au-dessous de *cs* et une bande inférieure en *v*, *v'* ; ces deux bandes vasculaires laissant entre elles un tissu médullaire produit par le développement des files de cellules *m*, *m1*.

Digitized by Google

Coupe médiane

Dans la figure 31, la coupe est exactement médiane. Elle appartient à la même série que la précédente, mais représente la feuille de gauche. Les mêmes groupements de tissus s'y répètent de la même façon, et les tissus de la feuille se continuent avec les assises

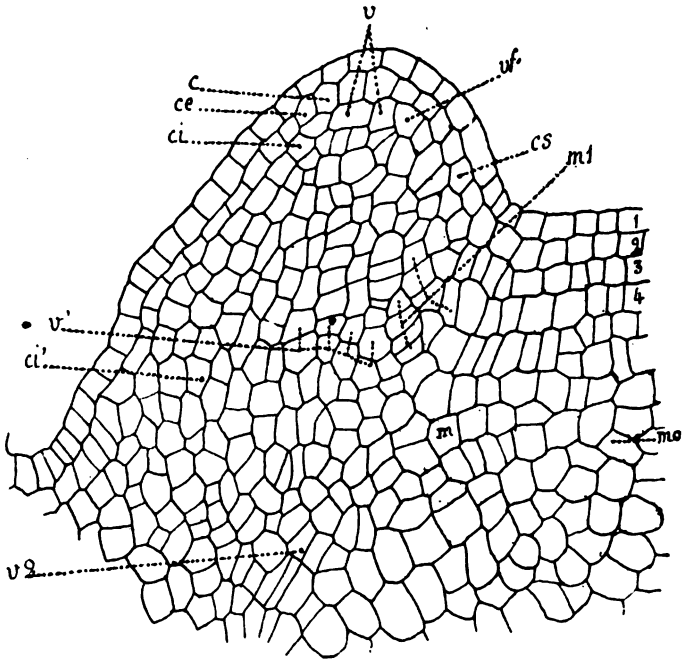


Fig. 31. — *Fraxinus excelsior*. Feuille terminale gauche. — *1*, assise initiale épidermique ; *2*, assise initiale corticale ; *3*, assise initiale vasculaire ; *4*, assise initiale médullaire ; *m1*, moelle foliaire ; *mo*, moelle centrale ; *vf*, origine d'une foliole ; *v*, *v'*, *v2*, méristème vasculaire.

initiales 1, 2, 3, 4, provenant du point végétatif d'une manière tout à fait analogue à celle de la figure 30.

L'assise initiale 1 est prolongée par le méristème épidermique. L'assise *2* reste simple sur la face supérieure de la feuille, où elle produira plus tard le tissu cortical supérieur *cs* : après avoir franchi le sommet de la feuille, elle se dédouble en *c* en une zone externe *ce*, et une zone interne *ci*. La zone externe reste simple ici ; mais la

Digitized by Google

zone interne augmente rapidement le nombre de ses assises (*ci'*).

Le méristème vasculaire forme de longues files de cellules de *v* en *v'*. Ces files, dont la disposition est assez régulière, sont particulièrement nettes sur la coupe, à cause de leur continu cellulaire spécial. La moelle est moins développée ici que dans la coupe précédente, cependant, on voit bien son origine en *m1*, ainsi que son mode de raccordement avec la moelle centrale *m*, *mo*.

En *vf*, les cellules du méristème vasculaire situées sous le tissu cortical supérieur prennent une disposition particulière ; il se forme là comme un point végétatif secondaire, qui donnera naissance à la première foliole latérale.

Enfin au-dessous de l'extrémité du pointillé *v'*, l'orientation des cloisons transversales du méristème vasculaire foliaire devient progressivement tangentielle, et ce méristème s'organise peu à peu, vers le bas du segment foliaire, en une bande de tissu vasculaire *v2* dont les cloisonnements cessent brusquement à la cellule médullaire *m*.

Etat plus avancé

Dans une autre série, le point végétatif était plus étroit et plus bombé ; la première feuille était à un stade de développement un peu plus avancé. J'ai représenté l'une de ces feuilles (fig. 32) afin de la comparer à la précédente.

La disposition générale des tissus est un peu modifiée par suite de l'allongement foliaire, mais on ne constate aucune différence importante dans les tissus épidermique, cortical et médullaire. Le tissu cortical supérieur est toujours simple (*cs*) ; le tissu cortical inférieur divisé dès le sommet en deux zones *ce*, *ci*, mais ici, la zone externe est dédoublée sur une grande longueur *ce'*.

Le méristème vasculaire montre de *v* en *v'* ses filés verticales de cellules, dont la forme s'allonge de plus en plus à mesure qu'on approche de la base de la feuille. Cette partie (*v*, *v'*) appartiendra plus tard à la bande dorsale médiane de tissu vasculaire de la feuille.

Sous le tissu cortical supérieur de la feuille, *cs*, le méristème vasculaire a formé en deux points des massifs de cellules qui sont le siège de cloisonnements particuliers *vf1*, *vf2* : ces massifs de cellules sont en rapport avec les folioles latérales, qui commencent à

Digitized by Google

naître dans le voisinage et dont le développement s'opère dans un autre plan.

Au-dessous de la foliole *vf1* est une cellule vasculaire *vs*. Nous remarquons que c'est à cette cellule que s'arrête la disposition jusque là très régulière des cellules de la troisième assise. Au-dessus de ce point, on voit s'édifier la différenciation foliaire : il y a donc lieu de penser, et nous en trouverons la confirmation dans d'autres exemples, qu'il se constitue là, autour de l'aisselle foliaire,

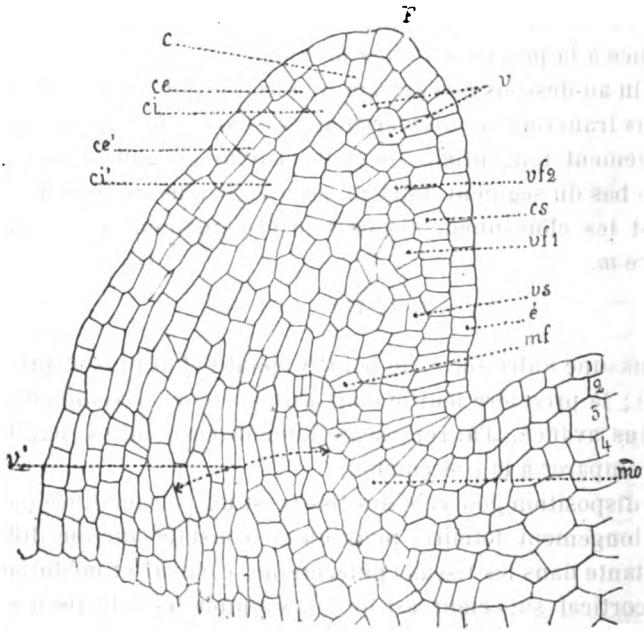


Fig. 32. — *Fraxinus excelsior*. Feuille terminale gauche, état plus avancé ; mêmes lettres que fig. 31 ; *vf1*, *vf2*, premiers bourgeonnements vasculaires, origine des folioles latérales.

un tissu initial de réserve, appelé à fournir dans la suite les diverses productions axillaires du segment foliaire. Il importe de remarquer que ce tissu comprend en épaisseur les trois assises initiales.

A mesure que se différencie dans la feuille le méristème vasculaire, on assiste à une différenciation corrélative des cellules médullaires foliaires, en *mo*, *mf*. Ce fait nous indique, une fois de plus, que la moelle n'est, en somme, que le résidu central de la différenciation vasculaire.

Digitized by Google

L'étude du développement des premières feuilles nous conduit donc à cette conclusion que tous les tissus analogues d'une feuille composée, comme celle de la fig. 28, qui nous a servi de point de départ, sont en parfaite continuité dès l'origine.

Etude des coupes transversales

Il n'est pas sans intérêt de rechercher maintenant comment s'effectuent les raccordements transversaux des différents tissus dont nous avons constaté la continuité au moyen des coupes longitudinales.

Commençons par observer une coupe transversale pratiquée

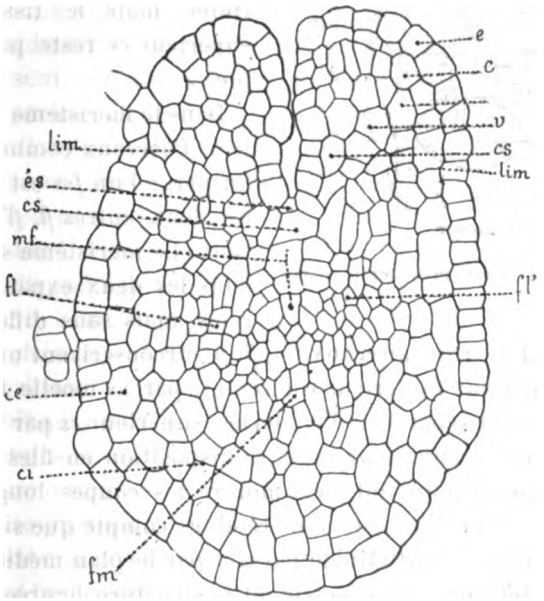


Fig. 33. — *Fraxinus excelsior.* — Coupe transversale dans une jeune feuille ; *é*, épiderme ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *c*, tissu cortical inférieur ; *fl*, *fl'*, nervures latérales ; *fm*, nervure médiane ; *mf*, moelle foliaire ; *lim*, méristème qui produit les parties latérales du limbe.

dans la foliole terminale d'une feuille très jeune. Cette feuille est la quatrième de l'exemplaire qui nous a fourni les fig. 29-32. Elle fait donc partie du verticille situé au-dessous de la feuille *F3*, fig. 29, et placée en croix avec cette dernière.

Digitized by Google

Dans la coupe, on distingue immédiatement deux parties : l'une, inférieure, est formée par l'ensemble des tissus de la côte dorsale. Vers le haut, au-dessus de la ligne *lim*, sont les deux expansions latérales du limbe. Ces deux dernières parties commencent seulement à s'ébaucher : on voit en *lim*, qu'elles sont produites par un cloisonnement méristématique général qui se développe en deux points du bord supérieur de la partie principale, à la hauteur *lim* de son épiderme supérieur *és*.

Le méristème cortical inférieur est dédoublé au dos de la nervure médiane et sur les côtés en *ce*, *ci*. Ce dédoublement se poursuit dans les parties latérales du limbe, mais le tissu cortical supérieur *cs* reste partout simple.

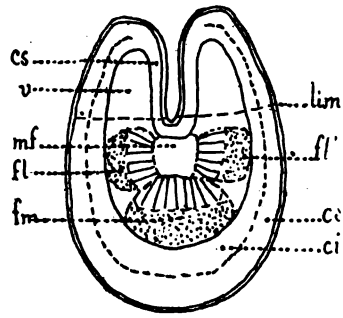


Fig. 34. — La coupe précédente, schématisée.

Dans le méristème vasculaire, trois faisceaux commencent à se former : l'un *fm* est médian et les deux autres *fl*, *fl'* sont latéraux. Le méristème se prolonge dans les deux expansions latérales, mais sans différenciation apparente. Les trois faisceaux *fm*, *fl*, *fl'* circonscrivent une sorte de fer à cheval dont l'intérieur est rempli par la moelle foliaire *mf*. Cette moelle est séparée de l'épiderme supérieur *és* par une assise de tissu cortical supérieur *cs*, et sa disposition en files régulières rappelle ce que nous ont déjà montré les coupes longitudinales (fig. 31, *m1*). En outre nous nous rendons compte que si l'on pratiquait une coupe longitudinale passant par le plan médian de cette foliole, on retrouverait exactement la structure figurée plus haut (fig. 31 ou 32).

Cette coupe transversale a été schématisée dans la fig. 34, en employant les mêmes lettres pour désigner les mêmes régions. Toutefois, il y a lieu de remarquer que, dans la fig. 33, la différenciation des faisceaux est plus avancée que celle du faisceau médian *fm*.

Digitized by Google

Pétiole

A la base de la feuille, les faisceaux foliaires de la foliole terminale forment dans le pétiole un arc dorsal (*fd*, fig. 35) et deux arcs latéraux (*fl*, *fl'*), ces derniers formés surtout par les nervures secondaires de la foliole. Ces trois arcs sont réunis en un fer à cheval qui rappelle une disposition déjà rencontrée dans le Cornouiller (fig. 23). En dehors de cet arc sont deux petits faisceaux provenant des faisceaux marginaux de la foliole (*fma*).

L'ensemble de tous ces faisceaux est compris dans le tissu provenant du méristème vasculaire. Au centre, entre les pointes ligneuses des arcs latéraux et dorsal, les cellules non utilisées dans la différenciation vasculaire ont formé la moelle foliaire, *mf*. Entre les faisceaux du fer à cheval et les petits faisceaux marginaux, les cellules se sont différenciées en un parenchyme qui ressemble souvent au parenchyme cortical ; mais il s'en distingue par son origine, car il naît toujours aux dépens du méristème vasculaire, et d'ailleurs sur les coupes de pétioles assez jeunes, il se laisse facilement reconnaître à la forme de ces cellules et à leur disposition subordonnée à l'orientation des faisceaux. Cette disposition est surtout visible au point où les pétiolules de la première paire de folioles latérales se joignent au pétiole principal ; à ce moment les faisceaux marginaux sont en continuité directe avec les deux extrémités du fer à cheval.

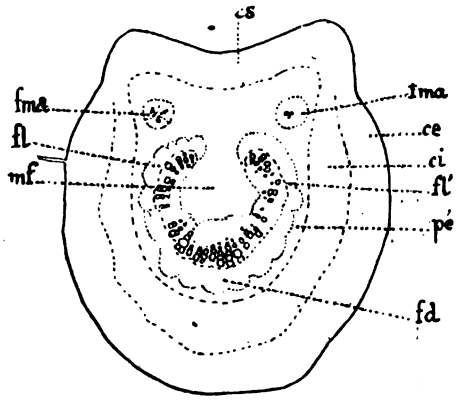


Fig. 35. — *Pétiole de Frêne.* — *fd*, faisceau dorsal ; *fl*, *fl'*, faisceaux latéraux ; *fma*, faisceaux marginaux ; *pé*, péricycle ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, zone corticale interne ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *mf*, moelle foliaire.

On peut du reste étudier dans la fig. 1, Pl. 4, le mécanisme de cette transformation et voir en même temps quelle est l'origine réelle des cellules qui séparent les faisceaux marginaux de ceux du groupe central.

Digitized by Google

J'ai dessiné là toute la partie supérieure d'une coupe transversale de pétiole jeune. Sous l'épiderme, parsemé de poils capités *po*, le tissu cortical supérieur *cs* forme sept ou huit assises de cellules. A gauche, un faisceau marginal *fma* est voisin de l'extrémité du fer à cheval, fournie par les faisceaux latéraux *fl*. A droite, la figure est plus démonstrative : on y voit la partie supérieure des faisceaux latéraux *fl* qui se prolonge jusqu'en *fl'* en s'infléchissant vers la gauche. Près du dernier faisceau latéral est un groupe de trois faisceaux marginaux, qui sont en voie de jonction et qui se touchent par leurs pointes ligneuses *fma 1*, *fma 2*, *fma 3* ; un peu en dehors est un petit fascicule isolé *fma 4*.

L'arc latéral *fl* est bordé extérieurement par deux assises de péricycle *p*. Suivons à partir du bas de la figure, à droite, l'assise interne de ce péricycle : elle se dédouble bientôt ; puis des deux assises secondaires ainsi formées, l'une passe, en se dédoublant encore, en dehors des faisceaux marginaux, en *p.ex* ; l'autre suit l'arc latéral et passe entre les faisceaux *fl'* de cet arc et les faisceaux marginaux *fma 1*, *fma 2*. Au point *pi*, il se forme, entre les faisceaux latéraux et les faisceaux marginaux, un pôle péricyclique d'où partent des arcs de péricycle qui vont en divergeant dans la direction des deux groupes de faisceaux et tendent à les écarter l'un de l'autre. Dans certaines coupes, la disposition en arcs et fort nette; dans celle-ci, on constate surtout la présence d'un assez grand nombre d'assises péricycliques qui jouent le même rôle. Peu à peu, les faisceaux marginaux sont repoussés vers l'extérieur et le péricycle les entoure d'une gaîne continue. Il se forme de même une bande péricyclique en dehors des faisceaux de la partie centrale *pé* (fig. 36).

Au bout de peu de temps, la zone péricyclique qui entoure immédiatement les faisceaux se sclérifie ; mais il reste, entre les faisceaux marginaux et les faisceaux latéraux un espace rempli par du tissu péricyclique, demeuré à l'état de parenchyme. Or ce tissu, quel que puisse être son aspect ultérieur, est issu du méristème vasculaire, comme le péricycle lui-même et ne saurait être confondu avec le tissu cortical.

On voit d'ailleurs (fig. 1, Pl. 4) à la partie supérieure *mv*, cette assise s'étendre entre les faisceaux marginaux de droite et ceux de gauche, sous forme d'une bande méristématique. En ce point, elle

Digitized by Google

ne mérite pas le nom de péricycle : elle n'est en somme que du méristème vasculaire non différencié. Lorsque les faisceaux des pétiolules viennent s'insérer sur le pétiole, c'est dans cette bande de méristème que s'opèrent les raccordements de tissus vasculaires : elle se distingue alors d'une façon très nette, du tissu cortical supérieur. C'est ce que montre la photographie (fig. 4, Pl. 2) où la limite entre la région corticale et la région péricyclique est indiquée par la lettre *m*.

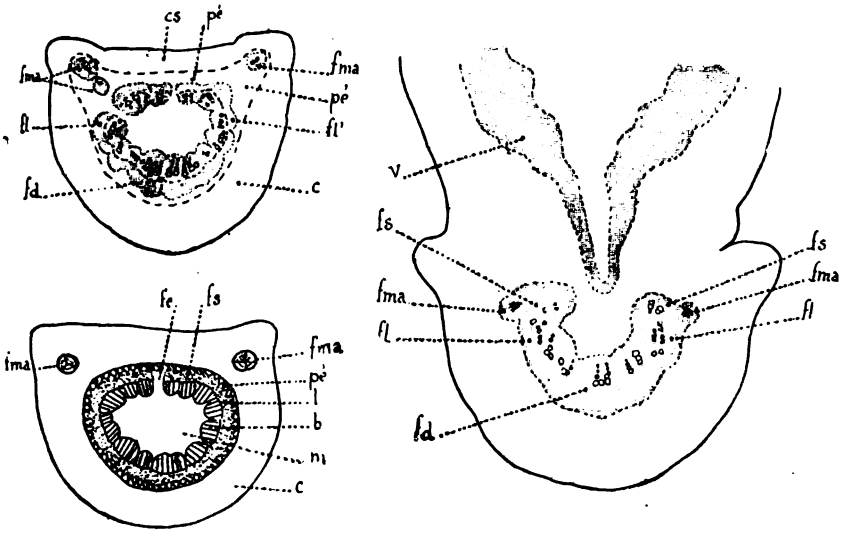


Fig. 36. — Section demi-schématique d'un pétiole de Frêne, état jeune. — *fd*, faisceau dorsal; *fl*, *fl'*, faisceaux latéraux; *fma*, faisceaux marginaux; *pé*, péricycle.
Fig. 37. — Le même pétiole, plus bas. Le cercle des faisceaux dorsaux et latéraux est fermé et entouré d'une gaine complète de péricycle scléreux ; en *fe*, on voit l'interruption médiane de l'arc à sa partie supérieure; *fs*, faisceaux supérieurs.
Fig. 38. — Base du pétiole. — Les faisceaux marginaux *fma*, *fma'* s'intercalent entre les faisceaux supérieurs *fs* et les derniers faisceaux latéraux *fl*, *fl'*; *v*, méristème vasculaire de la tige.

A mesure que le nombre des faisceaux du pétiole augmente par suite du raccordement d'un plus grand nombre de pétiolules, le fer à cheval de la fig. 35 se ferme à la partie supérieure. Dans la fig. 36, il est déjà presque refermé : toutefois on observe encore une légère fente à la partie médiane supérieure, et souvent on peut distinguer, même lorsque tout le tissu est lignifié, les deux extrémités du fer à cheval (*fe*, fig. 37).

Digitized by Google

Cependant le péricycle ne tarde pas à se sclérifier sur tout le pourtour du système libéro-ligneux, qui présente alors (fig. 37) l'aspect d'un anneau central, en dehors duquel sont placés deux faisceaux marginaux isolés. L'étude que nous venons de faire des états de cette structure nous permet de voir l'erreur qu'on commettrait en considérant les faisceaux marginaux *fma*, comme cheminant à travers l'écorce.

Base du pétiole

Vers le bas du pétiole, l'anneau libéro-ligneux est ouvert à sa partie supérieure et présente, comme au sommet, la forme d'un fer à cheval. Les extrémités en sont occupées par les faisceaux *fs*, qui, un peu plus haut, occupaient la partie supérieure de l'anneau vasculaire. Au point où s'opère la jonction du pétiole et de la tige, les faisceaux marginaux *fma* se réunissent aux autres et s'insèrent entre les faisceaux supérieurs *fs* et les faisceaux latéraux *fl*. A l'encontre de ce qui se passe dans le Cornouiller et dans le Chèvrefeuille, les faisceaux du pétiole forment donc un arc unique, au moment de la réunion au méristème vasculaire de la tige.

Résumé

En résumé, la tige du Frêne, malgré son développement considérable, nous a montré un type de structure assez simple, caractérisé surtout par la présence, dès le début, d'une abondante moelle centrale.

Dans les diverses parties de la feuille on rencontre également une moelle, qui est en communication, au niveau de l'aisselle foliaire, avec la moelle centrale.

Les faisceaux de la feuille forment, au sommet du pétiole ainsi qu'à sa base, un fer à cheval ouvert supérieurement ; dans la partie moyenne du pétiole, le fer à cheval se ferme en un anneau, dans lequel on peut toujours retrouver la symétrie bilatérale. Cet anneau est entouré d'une gaîne continue de péricycle sclérifié. En dehors de l'anneau sont généralement deux faisceaux isolés, mais ces faisceaux sont nés dans le méristème vasculaire et le tissu qui les renferme provient également du méristème vasculaire. Leur apparence corticale n'est qu'un fait de différenciation ultérieure.

Digitized by Google

MERCURIALIS ANNUA L. (Mercuriale annuelle).

Des séries de coupes ont été pratiquées dans de très jeunes semis de Mercuriale annuelle. Les phénomènes observés ont été les mêmes que dans les plantes précédemment décrites.

Examinons, par exemple, le sommet de Mercuriale représenté fig. 39. Il est un peu aplati ; on y remarque toutefois un léger bom-

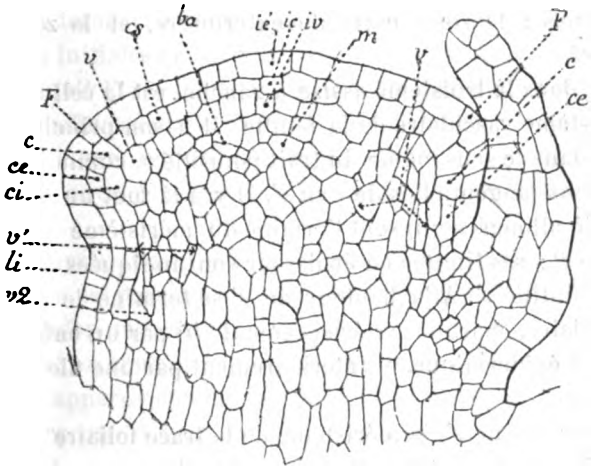


Fig. 39. — *Mercurialis annua*. Sommet d'un jeune semis. — *ié*, initiale épidermique ; *ic*, initiale corticale ; *iv*, initiale vasculaire ; *ba*, premier bourgeon axillaire ; *cs*, tissu cortical supérieur de la feuille F ; *c*, tissu cortical ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, zone corticale interne ; *v*, *v'*, méristème vasculaire ; *li*, limite des deux premiers segments foliaires ; *v2*, méristème vasculaire du 2e segment.

bement au sommet, et de chaque côté deux légères protubérances *F* et *F'* qui sont les ébauches des deux premières feuilles.

On distingue au sommet deux assises initiales indépendantes *ié*, *ic*. La première est en rapport sur tout le pourtour avec l'épiderme, la seconde avec le méristème cortical. Au dessous de ces deux premières assises ou en voit sur certains points deux autres, mais cette apparence est due à un dédoublement précoce : dans le segment foliaire de droite, en effet, les cloisons normales de la troisième et de la quatrième assise sont, près du point végétatif dans le prolongement les unes des autres, et dans le segment foliaire de gauche,

Digitized by Google

on voit que les cellules situées au dessous de la troisième assise *v*, ne sont en réalité que des segments qu'elle a détachés vers la base. Nous ne considérerons donc, au dessous de l'assise corticale initiale, qu'une seule assise initiale.

Laissant de côté le méristème épidermique, qui ne présente aucune particularité intéressante, nous suivrons vers la gauche l'assise initiale *ic*. Dans la partie *cs*, qui formera le tissu cortical supérieur de la feuille F, elle reste simple ; au-dessous de la cellule *c*, où commence la face inférieure de la feuille, elle se dédouble en deux zones : la zone corticale externe *ce*, et la zone corticale interne *ci*.

En *v*, dans la troisième assise à gauche, est la cellule terminale du méristème vasculaire de la feuille. Il a son principal développement dans le sens même du trait pointillé *v*, comme le montrent les cloisons tangentielles de *v* en *v'*. Il y a là tout un massif de cellules déjà allongées qui sont l'origine du méristème vasculaire de la feuille *F* : ses limites en épaisseur sont indiquées par 2 flèches sur le pointillé *v'*. A la hauteur de *v'* se termine le premier segment foliaire, marqué extérieurement (*li*) par un enfoncement de la surface épidermique, et intérieurement par une file transversale de cloisons.

Au-dessous de *v'*, le méristème de la trace foliaire F s'organise en une bande de cellules allongées *v2*, qui traverse la partie latérale du second verticille.

Entre la feuille *F* et le sommet, on aperçoit en *ba* la première indication d'un bourgeon floral axillaire, dont le développement est précoce dans cette plante. On voit que ses tissus se formeront aux dépens des trois assises initiales, exactement comme la feuille *F*. Sa cellule inférieure, où se termine le trait *ba*, commence même à détacher des segments médullaires, qui se raccordent à gauche avec ceux de la feuille et à droite avec ceux de la moelle centrale.

Dans la feuille de droite *F'*, les diverses régions naissent de la même façon, mais le méristème cortical (*c*) se dédouble un peu plus bas que du côté gauche (*ce*). En revanche, le méristème vasculaire forme un massif des plus caractérisés, grâce à de longues files de cloisons tangentielles qui le subdivisent dans toute sa longueur, et dans le sens de la future feuille. En outre les rapports de ce méristème vasculaire et de la moelle sont très nets en *m*.

Digitized by Google

LYCOPUS EUROPAEUS L. (Pied-de-Loup).

Un point végétatif de *Lycopus europaeus* nous montrera une disposition sur laquelle il me paraît utile d'appeler l'attention. L'exemplaire qui l'a fourni était un jeune semis, très vigoureux, en voie d'active croissance.

Le sommet végétatif est arrondi et un peu allongé. En *ié*, *ic*, *iv* sont les trois initiales épidermique, corticale et vasculaire. Du côté gauche, la différenciation est à peu près nulle. Du côté droit, les deux assises initiales supérieures se prolongent sans division tangentielle jusqu'à l'aisselle de la feuille *F2*. Mais la troisième présente une modification intéressante. Elle est divisée sur presque toute sa longueur, depuis *v1* jusqu'au point *v*; puis du point *v*, jusqu'en *v'1*, nous constatons la présence d'un méristème vasculaire bien net.

Or nous avons vu que dans les exemples étudiés jusqu'ici il n'existe entre le premier segment foliaire et les initiales aucun méristème qu'on puisse attribuer à une activité propre des initiales elles-mêmes ; au contraire, l'origine de toute différenciation nous est toujours apparue comme résultant de la naissance d'une feuille ou d'un bourgeon. A quoi donc devons-nous attribuer l'existence de ce méristème *v1* ?

L'explication est très simple. En réalité, dans la figure 40, nous sommes en présence de deux segments foliaires. La feuille *F2*, représentée à droite, est la deuxième à partir du sommet ; la première feuille est située en arrière du plan de la figure et en croix avec la paire *F2*. Naturellement, cette feuille ne saurait être visible ici, mais nous rencontrons dans la coupe les parties profondes de son méristème vasculaire et cela nous permet quelques constatations intéressantes. Ainsi il n'est pas douteux ici que l'origine de la différenciation foliaire soit dans la troisième assise, qui produit le méristème vasculaire. C'est ce qu'indique la division tangentielle de la troisième assise par une file de cloisons de *v1* en *v*. C'est le fait primordial. Ensuite le méristème vasculaire se raccorde avec celui des segments foliaires plus âgés. Nous ne voyons pas ici, en effet, un méristème vasculaire caulinaire se ramifiant et envoyant ses dernières terminaisons dans les plus jeunes feuilles ou dans les

Digitized by Google

dernières assises du sommet végétatif. Si la différenciation progressait de cette façon, nous devrions trouver, en quelque partie du côté gauche de la coupe, ce méristème vasculaire se disposant à envoyer ses dernières branches dans la feuille. Or il n'en est rien. Les cellules de la région *vg* où devrait se trouver ce méristème ont encore un aspect non différencié, et il en sera ainsi tant que l'assise vasculaire de la feuille ne sera pas entrée en voie de cloisonnement.

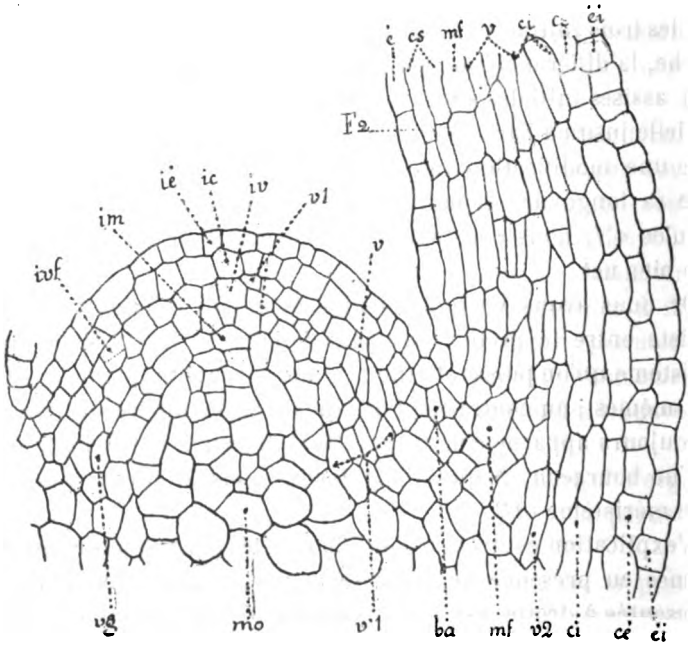


Fig. 40. — *Lycopus europaeus*. Sommet végétatif. — *ié*, initiale épidermique; *ic*, initiale corticale; *iv*, initiale vasculaire; *im*, initiale médullaire; *vl*, *v*, *v'l*, méristème vasculaire du premier segment foliaire; *ivf*, premiers cloisonnements du méristème vasculaire foliaire; *ba*, bourgeon axillaire. — A droite, la deuxième feuille; *é*, épiderme supérieur; *éi*, épiderme inférieur; *cs*, tissu cortical supérieur; *ce*, *ci*, zone externe et zone interne de l'écorce; *v*, *v2*, méristème vasculaire de la deuxième feuille; *mf*, moelle foliaire; *mo*, moelle centrale; 400/1.

Il n'est, d'ailleurs, pas étonnant de ne trouver aucune différenciation de ce côté tandis que l'autre montre déjà des phénomènes de croissance. L'inégalité de différenciation entre les deux côtés d'une plante se rencontre fréquemment, comme on sait. Elle résulte

Digitized by Google

surtout de la différence d'exposition, et elle est plus accusée chez les individus vigoureux.

Dans le cas qui nous occupe, le retard de la feuille, du côté gauche, est très minime encore, et d'ailleurs il touche à sa fin. Nous voyons, en effet, certains signes non équivoques d'une différenciation prochaine dans la disposition de certaines cloisons de la troisième assise, et surtout dans la présence d'une cloison tangentielle, en *ivf*, dans le méristème vasculaire. C'est de là que partira, pour cette région, la différenciation foliaire.

La structure que nous avons rencontrée dans le *Lycopus* n'est pas particulière à cette plante. Elle est générale dans les plantes à point végétatif allongé et se rencontre notamment dans d'autres Labiées : je citerai le *Stachys spectabilis*.

En rapprochant cet exemple de nombreux cas analogues, on peut déjà penser que le point de départ de toute organisation se trouve dans la structure des premières feuilles et se propage ensuite vers les segments foliaires plus âgés.

(A suivre).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX

DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE

PARUS DE 1895 à 1899 *(Fin)*.

XIV. — VARIATION NORMALE ET TÉRATOLOGIQUE.

Nous ne pouvons quitter cette Revue de Tératologie sans dire quelques mots des nombreux travaux de phytostatistique relatifs à l'étude des variations biologiques et tératologiques des plantes. On sait que la méthode statistique et graphique a été inaugurée par le belge Quételet pour l'étude des variations des caractères anthropologiques susceptibles d'une estimation arithmétique (taille des conscrits) et qu'elle a été perfectionnée par F. Galton dans le domaine psychologique, puis par divers mathématiciens. Enfin, des biologistes tels que Wallace, Weldon, Morgan, etc., ont repris par cette méthode de biostatistique l'étude tant négligée des différences individuelles entre les membres d'une race ou d'une espèce, différences qui sont justement le point de départ de la théorie de l'évolution. Et, comme le rappelle M. de Vries (1), le promoteur des études entreprises depuis quelques années sur la variation normale et tératologique des végétaux, l'influence de la nourriture sur la variation étant très grande, les plantes sont des sujets d'expériences avantageux, beaucoup plus faciles à gouverner que les animaux. Cette considération peut expliquer le nombre considérable de mémoires publiés sur la variation durant la période de cinq années qui nous occupe (2).

(1) H. de Vries : *L'unité dans la Variation. Considérations sur l'Hérédité* (Bruxelles, Rev. Univ., t. 3, 1898, p. 481-498).

(2) Parmi les travaux généraux citons : Davenport et Blankinship : *A precise criterion of species* (Science, New-York, N. Y., (2) t. 7, 1898, p. 685-695. — Pearson : *On the scientific measure of variability* (Natural Sci., t. 11, 1897, p. 115-118). — Brewster : *A measure of variability and the relation of individual variations to specific differences* (Proceed. Amer. Acad. Arts Sci., t. 32, 1897, p. 268-280. — Verschaffelt : *Correlative variatie bij planten* (Gent, Bot. Jaarboek, Dodonaea, t. 8, 1896, p. 92); *Galton's regression to mediocrity bij ongeslachtelijke voortplanting* (Livre jubil. Bambeke, 1899, p. 1-5). — A. Gautier : *Sur le mécanisme de la variation des races* (Rev. sci., Paris, (4), t. 7, 1897, p. 164-169).

Digitized by Google

Un grand nombre de mesures phytométriques ont été effectuées par M. Ludwig (1) qui a appliqué plusieurs années de suite la méthode statistique à l'étude des espèces végétales. Les travaux du savant professeur de Greiz ont mis au jour un grand nombre de faits intéressants. D'une façon générale, les nombres représentant les parties les plus variées des plantes phanérogames ou cryptogames sont compris dans une série dont les chiffres successifs s'obtiennent en additionnant les deux précédents : 1 2 3 5 8 13 21 34 55, etc. C'est la loi des nombres de Fibonacci.

M. Ludwig a obtenu des courbes satisfaisant à la série de Fibonacci pour le nombre des feuilles et des nervures des plantes suivantes : *Pirus Aucuparia*, *Fraxinus excelsior*, *Polemonium cœruleum*, *Helleborus fœtidus*, *Vicia Cracca*, *V. sepium*, etc. En général, ces courbes sont symétriques et régulières ; dans d'autres cas, elles sont moins régulières ou plus compliquées. M. Ludwig les classe en : a) *courbes monomorphes* à deux branches (courbes binominiale, hypernominiale et paranominiale) ou à une branche (demi-courbes galtoniennes) et b) *courbes pléomorphes*. Nous renvoyons pour les définitions et descriptions de ces courbes aux mémoires de M. Ludwig.

Des recherches analogues ont été faites par M. Burkill (2) pour le nombre d'étamines ou de carpelles de quelques fleurs.

Enfin, d'intéressantes considérations ont été publiées sur les différences que présente la variation chez les animaux et chez les végétaux ; ne pouvant nous y arrêter, nous signalerons seulement les principaux travaux de M. Ludwig (3), de M. Weldon (4), de M. Davenport (5) et de M. Duncker (6).

(1) F. Ludwig : *Variationskurven der Pflanzen* (Natur, (2) t. 22, 1896, p. 307-311). — *Beiträge zur Phytarithmetik* (Bot. Centralbl., Cassel, t. 71, 1897, p. 257-265, 5 fig.). — *Nachträgliche Bemerkungen über die Multipla der Fibonaccizahlen und die Coexistenz kleiner Bewegungen bei der Variation der Pflanzen* (Id, p. 289-291). — *Die Statistik eine nothwendige Hilfswissenschaft der Systematik* (D. bot. Monatschr., Arnstadt, 1897, p. 241-242). - *Die Variabilität der Lebenwesen und das Gauss'che Fehlergesetz* (Zs. Math., Leipzig, 1898, p. 230-242). — *Die pflanzlichen Variationscurven und die Gauss'che Wahrscheinlichkeitscurve* (Bot. Centralbl., Cassel, t. 73, 1898, p. 241-250, 289-296, 343-349, 374-379, pl. VI-VII). — *Das Liebesorakel der Wucherblume und die Gesetze der pflanzlichen Variation* (Mutter Erde, Berlin, t. 2, 1899, p. 150-153, 164-167).

(2) J. H. Burkill : *On some variations in the number of stamina and carpels* (London, J. linn. Soc. Bot., t. 21, 1895, p. 216-245).

(3) F. Ludwig : *Ein fundamentaler Unterschied in der Variation bei Thier und Pflanze* (Gent, Bot. Jaarboek, Dodonaea, t. 11, 1899, p. 105-121).

(4) W. F. R. Weldon : *Remarks on variation in animals and plants* (London, Proc. R. Soc., t. 57, 1895, p. 379-382).

(5) C. B. Davenport : *Statistical methods with special reference to biological variation* (New-York, 1899).

(6) G. Duncker : *Wesen und Ergebnisse der variationsstatischen Methode in der Zoologie* (Berlin, Verh. D. Zool. Ges., 1899, p. 209-226). — *Die Methode der Variationsstatistik* (Archiv Entw. Mech., Leipzig, t. 8, 1899, p. 112-183).

Digitized by Google

Nous terminerons ce chapitre de la variation en groupant ensemble les mémoires relatifs à quelques grandes familles de plantes.

Ce sont surtout les fleurs des Composées qui ont été étudiées avec soin. Dans ses cultures de *Chrysanthenum segetum*, M. de Vries (1) a toujours obtenu une courbe à deux sommets correspondant à des formes prédominantes ayant 13 et 21 fleurs ligulées (fig. 29); par une sélection soignée, il a pu en séparer deux races pures donnant chacune une courbe symétrique à un seul sommet (fig. 30). La courbe de la même espèce spontanée ne présente qu'un seul sommet correspondant à la forme à 13 fleurs. — Pour le *Chrysanthemum Leucanthemum*, M. Ludwig (2) a trouvé que le maximum de la courbe correspondait à 21 et que des maxima secondaires existaient pour 13 et 34. Le même maximum répondant au nombre 21 a encore été retrouvé par M. Haacke (3) pour le *Tanacetum corymbosum*. Les capitules d'*Helianthus annuus* ont été étudiés par M. Weisse (4), ceux de *Centaurea Cyanus* par M. Mac-Leod (5) et ceux de Marguerite par M. Lucas (6).

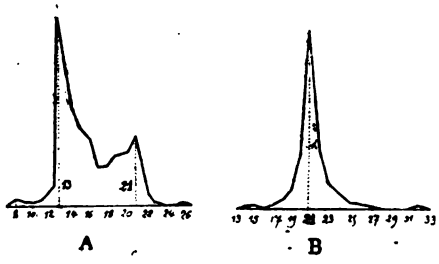


Fig. 29 (A). — Courbe à deux sommets du *Chrysanthemum segetum* (1895).

Fig. 30 (B). — Courbe symétrique de la race à 21 fleurs ligulées, isolée à la troisième génération : 1897 (d'ap. de Vries).

(1) H. de Vries : *Eine zweigipfelige Variationscurve* (Arch. Entw. Mech., Leipzig, t. 2, 1895, p. 52-65). — *Ueber Curvenselection bei* Chrysanthemum segetum (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 17, 1899, p. 84-98, pl. VII).

(2) F. Ludwig : *Das Gesetz der Variabilität der Zahl der Zungenblüten von* Chrysanthemum Leucanthemum (Weimar, Mitt. bot. Ver., 1897, p. 20-23). — Voir encore les trois mémoires suivants se rapportant aux capitules de *Senecio Fuchsii*, *S. nemorensis*, *Achillea Millefolium*, *Bellis perennis*, etc. : *Ueber Variationscurven und Variationsflächen der Pflanzen* (Bot. Centralbl., Cassel, t. 64, 1895, p. 1-8, 33-41, 65-72, 97-105) ; *Weiteres über Fibonaccicurven* (Id., t. 68, 1896, p. 1-8, pl I) ; *Ueber Variationscurven* (Id., t. 75, 1898, p. 97-107, 178-183, pl. I-II).

(3) W. Haacke : *Entwickelungsmechanische Untersuchungen. I. Ueber numerische Variation typischer Organ und über korrelative Mosaikarbeit* (Biol. Centralbl., Berlin, t. 16, 1896, p. 481-497, 529-547).

(4) A. Weisse : *Die Zahl der Randblüthen an Kompositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung* (Jahrb. wiss. Bot., Leipzig, t. 30, 1897, p. 453-483).

(5) J. Mac-Leod : *Over de veranderlijkheid van het aantal randbloemen en het aantal schijfbloemen bij de Korenbloem* (Centaurea Cyanus) *en over correlatie verschijnselen* (Congrès Anvers, 1899, p. 61-72).

(6) F. C. Lucas : *Variation in the number of Ray-flowers in the White Daisy* (Amer. Nat., Boston, t. 32, 1898, p. 509-511).

Digitized by Google

Une courbe de variation à cinq sommets représente la variation du nombre des fleurs de l'ombelle de *Primula officinalis*, d'après les recherches de M. Ludwig (1) sur 1227 échantillons ; les sommets correspondent à 5, 8, 10, 13 et 21 rayons. M. Vogler (2) a de même construit la courbe de variation pour le *Primula farinosa*.

Les Renonculacées ont été étudiées par M. Pledge (3). Cet Auteur a entrepris un travail considérable sur la variation numérique des pièces florales de la Renoncule rampante ; malheureusement il n'en tire guère de conclusions. Ses recherches lui ont permis de dresser de très nombreux tableaux de comparaison pour le nombre de fleurs ayant tant de sépales, tant de pétales, etc., et de déduire la formule florale moyenne de l'espèce. Cette formule comprend, pour les années 1896 et 1897, 5 sépales, 5 pétales, 54 étamines et 35 carpelles.

M. Pledge indique aussi de quelle façon varient les autres verticilles, lorsque l'un des verticilles (le calice par exemple) varie au-dessus ou au-dessous de la moyenne.

La variation des Linaires (surtout de *Linaria spuria*) a été étudiée, au point de vue statistique par M. Vöchting et par M. Jost ; nous avons signalé les mémoires de ces Auteurs au chapitre de la tératologie de la fleur. M. Jost a remarqué la brusque apparition des fleurs anormales et la rareté des formes intermédiaires.

Les courbes de variation de quelques Papilionacées ont été données par M. Ludwig (4).

M. Blankinship (5) a étudié deux espèces de *Typha* des États-Unis et, pour chacune d'elles, il a mesuré sept caractères considérés comme spécifiques (diamètre de la base de la tige, diamètre de la région moyenne, longueur et largeur de l'épi pistillifère, etc.). La plupart des courbes obtenues diffèrent peu l'une de l'autre, sauf celle qui correspond au diamètre de l'épi pistillifère : l'Auteur prend alors ce caractère pour *différentiel principal* entre les deux espèces envisagées. En considérant ensuite les individus dont l'épi a une largeur déterminée et en mettant en évidence leurs autres caractères, tous les caractères qui varieront dans le même sens que le différentiel principal seront *spécifiques ;* tous ceux qui varieront autrement seront *individuels*.

(1) F. Ludwig : *Eine fünfgipfelige Variationscurve* (Berlin, Ber. D. bot. Ges., t. 14, 1896, p. 204-207, 1 fig.).

(2) P. Vogler : *Ueber die Variations-Kurven von* Primula farinosa *L.* (Zürich, Vierteljahrsch. Natf. Ges., t. 46, p. 264-271).

(3) J. H. Pledge : *Numerical variation of parts in* Ranunculus repens (Natural Sci., t. 10, 1897, p. 323-329). — *Second contribution on numerical variation of parts in* Ranunculus repens (Id., t. 12, 1898, p. 179-189).

(4) F. Ludwig : *Variationskurven von* Lotus, Trifolium, Medicago (D. bot. Monatschr., Arnstadt, 1897, p. 294-296).

(5) J. W. Blankinship : *The chief differential and specific versus individual Characters* (Science, New-York, N. Y., 1898, p. 126).

Digitized by Google

Signalons encore les travaux de M. DE BRUYKER (1) relatifs au Seigle et à l'Orge.

M. AMANN (2), dans deux excellents articles destinés à propager les méthodes nouvelles de la phytostatistique dans les pays de langue française, montre de quelle façon on peut étudier la variation des caractères d'un type végétal et comment on doit assimiler la fréquence de la variation à la théorie des probabilités des erreurs. Comme exemple d'application de la loi de fréquence des déviations, M. Amann prend la mesure de la variation de longueur du pédicelle chez 522 exemplaires du *Bryum cirratum*, cueillis en même temps. Les nombres observés coïncident d'une façon très satisfaisante avec ceux obtenus en calculant les coefficients du binôme $(1+1)^{14}$. La valeur moyenne du caractère considéré, 18 millimètres, est présenté par 20,5 °/. des individus (107 individus). L'Auteur construit alors le *graphique de répartition* ou *polygone de variation* d'après l'expression de M. Pearson (fig. 31); il en déduit la *courbe de variation* par des considérations mathématiques que nous ne pouvons développer ici. Étendant ensuite peu à peu ses investigations. M. Amann arrive aux théorèmes fondamentaux de la variation dans l'espace et à l'idée des surfaces de variation. Il termine en disant que « l'application de la méthode statistique à l'étude des types variables nous amènera seule à une délimitation rationnelle de l'espèce, en écartant tout ce que l'appréciation des limites de l'espèce a présenté jusqu'ici d'arbitraire et d'incertain ».

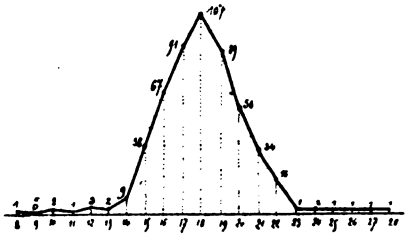


Fig. 31. — Polygone de variation de la longueur du pédicelle chez 522 exemplaires du *Bryum cirratum* (d'ap. Amann).

(1) C. de Bruyker : *Over correlative variatie bij de Rogge en de Gerst* Congrès Gent, 1898, p. 42-56). — *Correlative variatie bij de Rogge*, 2e *mededeeling* (Congrès Anvers, 1899, p. 75-87).

(2) J. Amann : *Application du calcul des propabilités à l'étude de la variation d'un type végétal. I. Étude mathématique de la fréquence des variations* Genève, Bul. Boissier, t. 4, 1896, p. 578-590). — *Application de la loi des grands nombres à l'étude d'un type végétal. Étude de philosophie botanique* (J. bot., Paris, t. 13, 1899, p. 175-193, 220-228, 229-233).

C. HOUARD.

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

Le liber des Fusains renferme, d'après Col (1) des cellules rectilignes, longues (jusqu'à 15 μ) et pointues, à membrane cellulosique et à contenu opaque, granuleux, analogue au caoutchouc. Tous les Fusains examinés contiennent ainsi des laticifères d'apparition plus ou moins tardive; il n'y en a pas dans la feuille, le pétiole, la moelle et le parenchyme cortical de la tige. Les Hippocratéacées et *Wimmeria* (Célastracées) ont des laticifères analogues, mais de position variable. Un grand nombre de Célastracées en sont dépourvues.

Col étudie aussi l'appareil sécréteur des Composées et surtout celui de *Gazania*. La racine de ce dernier possède des canaux sécréteurs endodermiques et des laticifères dans le liber secondaire. Les organes aériens possèdent seulement des laticifères disposés en arc au dos des faisceaux et remarquables par leurs anastomoses courtes. Par la disposition des canaux sécréteurs, les Radiées se rattachent directement aux Liguliflores par l'intermédiaire des Calendulées et Arctotidées.

Grélot (2) trouve dans la fleur des Convolvulacées trois types de laticifères : 1° cellules disposées en file. Les membranes transverses se résorbent, contrairement à l'opinion courante. Il existe de fausses ramifications ou branchements. Ces tubes accompagnent toujours les nervures des sépales, pétales et étamines, mais dans l'ovaire et le style ils se trouvent à la périphérie, plus ou moins près de l'épiderme. Le disque en est dépourvu. Les laticifères du calice continuent ceux du pétiole, ceux des autres pièces s'arrêtent brusquement à la base de la fleur. 2° cellules isolées à membrane subérisée, éparses, coexistant ou non avec les précédentes. 3° groupes rameux ou non de cellules fusionnées à membranes cellulosiques, assez rares (*Falkia*, *Dichondra*). Les espèces d'un même genre diffèrent entr'elles sous le rapport de leur appareil sécréteur.

Quand on coupe une tige, un pétiole ou un limbe de *Tropæolum*

(1) Col : *Sur l'existence de laticifères à contenu spécial dans les Fusains* (C. R. Ac. Sc., t. 132, 1901). — *Quelques recherches sur l'appareil sécréteur des Composées* (Jour. de Bot., t. 13, 1899 et t. 15. 1901).

(2) Grélot : *Rech. sur les laticifères de la fleur des Convolvulacées*, Nancy, 1902.

Digitized by Google

majus, il s'écoule des gouttelettes d'un suc clair devenant laiteux à l'air. D'après IRGANG (1) ce suc provient de jeunes vaisseaux à parois minces, extraordinairement gorgés de suc et non encore lignifiés. Le nombre de ces éléments diminue quand on s'éloigne de l'extrémité de la tige parce qu'ils se transforment en vaisseaux. Dans l'épiderme des feuilles, il existe des cellules mucilagineuses ; elles ne contiennent pas de myrosine bien que la plante en possède, ainsi que l'a montré Guignard.

GAUCHER (2) étudie les appendices glandulaires, bicornes ou laciniés, de l'inflorescence des Euphorbes. Le pédoncule aplati triangulaire de ces glandes est recouvert d'un épiderme à papilles et à longs poils unicellulaires ; le parenchyme est chlorophyllien et contient quelques rares laticifères ; au centre se trouve un petit faisceau vasculaire qui se ramifie dans la glande. La glande est constituée comme le pédoncule, mais les cellules de l'épiderme supérieur sont longues comme des palissades. La coloration des glandes est due à des colorants de nature variable (chromoleucites ou sucs, jaunes ou rouges), situés dans l'épaisseur des tissus.

VILLANI (3) examine la répartition des nectaires floraux chez les Crucifères et signale l'existence de glandes extraflorales chez *Alliaria officinalis*. POULSEN (4) décrit des nectaires extrafloraux, émergences creuses chez *Excæcaria biglandulosa*, parties métamorphosées du mésophylle avec simplification de l'épiderme chez *Fagræa littoralis*. Plusieurs espèces de *Fagræa* sont étudiées à ce point de vue par ZIMMERMANN (5) : le tissu sécréteur est profond et s'ouvre extérieurement par un fin orifice. Le canal se continue dans une cavité plusieurs fois ramifiée et entourée d'une assise de cellules allongées en palissades, serrées, autour desquelles se trouve le parenchyme à cellules arrondies. Ces nectaires se forment par la croissance vers l'intérieur d'une cellule épidermique ; les cellules voisines se cloisonnent pour constituer l'épithélium palissadique.

(1) Irgang : *Ueber saftausscheidende Elemente und Idioblasten bei Tropæolum majus* (Sitz. k. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Kl., 1902).

(2) Gaucher : *Etude anatomique des glandes du cyathium des Euphorbes et de leurs substances colorantes* (Journ. de Bot., t. 13, 1899).

(3) Villani : *Dei nettari delle Crocifere e di una nuova specie fornita di nettari estranuziali* (Malpighia, 1900).

(4) Poulsen : *Nogle extraflora Nektarier-studies fra Java* (Vid. Medd., 1897).

(5) Zimmermann : *Ueber die extranuptialen Nektarien einiger Fagræa-Arten* (Ann. Jard. bot. Buitenzorg. t. 18, 1901).

(*A suivre*). H. RICÔME.

450 — Lille, imp. LE BIGOT FRÈRES. Le Gérant, Th. CLERQUIN.

Digitized by Google

LES CONDITIONS EXTÉRIEURES

ET

LA REPRODUCTION CHEZ QUELQUES GROUPES DU RÈGNE VÉGÉTAL

(Analyse des Travaux de G. KLEBS)

par M. G. SELIBER

Nous allons essayer d'esquisser en peu de pages quelques problèmes qui se rattachent au développement des plantes, d'après les derniers travaux de G. Klebs [nos 5, 8, 9] (1).

De temps en temps nous aurons aussi à recourir aux autres travaux de cet auteur. Disons de suite qu'il n'est pas de notre intention d'épuiser tous les problèmes que soulèvent les travaux de Klebs ; nous laisserons de côté les questions très importantes qui se rattachent à la philosophie naturelle ainsi que sa critique des opinions néo-vitalistes de Driesch, et surtout de Reinke.

Nous ne parlerons pas non plus de tous les problèmes de morphologie expérimentale que Klebs traite dans son travail : « Willkürliche Entwickelungsänderangen bei Pflanzen ». Nous expliquerons seulement comment, en variant les conditions extérieures de la vie d'une plante, on peut changer le cours de son développement, et nous nous attacherons surtout aux rapports qui existent entre l'état de croissance de cette plante et son état de reproduction ; enfin nous parlerons de la physiologie de la reproduction.

Nous diviserons notre exposé en trois parties, ayant respectivement pour sujet les Champignons, les Algues, les Phanérogames.

Pour notre aperçu sur la reproduction des Champignons, nous nous appuierons d'abord sur la « Physiologie des Fortpflanzung einiger Pilze » ; nous toucherons ici à quelques opinions théoriques

(1) Les numéros cités dans le texte entre crochets se rapportent aux mémoires énumérés à la fin du travail.

Digitized by Google

qui ne s'accordent pas entièrement avec les nouvelles considérations que Klebs développe dans son récent travail [n° 9]. Nous parlerons, pour employer ses propres expressions, des *conditions spéciales* et des *irritations morphogènes*. Nous aurons l'occasion de faire la critique de ces opinions, dans la deuxième partie de cet aperçu ; mais comme ces notions se rencontrent exposées d'une manière un peu différente chez d'autres botanistes et biologistes, nous avons cru qu'il serait utile de reproduire les vues théoriques de Klebs telles qu'elles apparaissaient dans ses premiers travaux ; cela nous permettra d'insister davantage sur les vues nouvelles que Klebs émet dans son dernier travail.

Dans la partie relative aux Phanérogames, nous citerons ici les expériences de Klebs, dans lesquelles ce savant a réussi à supprimer la floraison de quelques plantes et à les tenir toujours dans l'état de croissance végétative. Nous saisirons cette occasion pour présenter les idées de Klebs, sur la *structure spécifique* et sur les *conditions intérieures* de la vie des plantes, ainsi que ses hypothèses sur les rapports entre les conditions extérieures et les conditions intérieures.

I. — CHAMPIGNONS

Ainsi que le dit Klebs, Van Tieghem dans son travail sur les Mucorinées a, contrairement à Brefeld, soutenu avec force que le processus de la reproduction des *Sporodinia* dépend des conditions extérieures, et il montre qu'en changeant les conditions extérieures il a réussi à obtenir tantôt des sporanges, tantôt des zygotes chez ces Champignons. C'est cette idée de la dépendance qui existe entre les modes de reproduction et les conditions extérieures qui guide Klebs dans ses travaux sur les Champignons et sur diverses autres classes du règne végétal. Mais en se posant ce problème, Klebs reconnaît « que les recherches expérimentales sur toute fonction vitale des végétaux étant limitées, celles sur la reproduction le sont aussi ; par conséquent, nous ne pouvons pas plus expliquer pourquoi une plante se développe suivant les modes caractéristiques de son espèce, que nous ne comprenons pourquoi un sel se montre sous la forme minérale qui lui est propre. Nous ne pouvons trouver que les conditions dans lesquelles la plante peut arriver

Digitized by Google

jusqu'au complet développement de ses caractères latents. Nous ne savons pas, et aucune expérience ne nous apprend, pourquoi un champignon a tel ou tel mode de reproduction, et pourquoi l'un ne jouit que d'un mode unique pendant que l'autre peut se reproduire suivant trois ou quatre modes différents. La physiologie doit considérer comme un fait donné les qualités spécifiques fixées héréditairement dans l'organisme, et de ces données elle doit essayer de déduire les fonctions vitales suivant le principe de la causalité ».

Dans son travail sur les Champignons, Klebs divise les conditions qui jouent un certain rôle dans les processus de la reproduction des plantes en :

1° Conditions essentielles en toute circonstance pour provoquer le processus de la reproduction, conditions que l'on peut regarder comme les irritations qui occasionnent le processus de telle ou telle formation; on peut les nommer avec Herbes les *irritations morphogènes*.

2° Conditions qui par elles-mêmes sont insuffisantes pour provoquer un certain mode de développement, mais dont l'action est nécessaire pour cette évolution ; chaque processus de développement exige sa combinaison propre de conditions. On peut donner à ces conditions le nom de *conditions spéciales*.

3° Les conditions qui sont nécessaires pour la reproduction comme pour les autres fonctions vitales, mais qui peuvent varier dans des limites assez étendues. Appelons les : *conditions générales*.

Prenons un exemple concret qui nous montrera la différence de ces sortes de conditions, la formation des zoospores chez *Saprolegnia* ; le manque de nourriture dans le voisinage immédiat de l'extrémité du filament est alors l'irritation morphogène, occasionnant cette formation ; la présence de l'eau est la condition spéciale grâce à laquelle ce processus diffère de la croissance ; la nutrition, la température et l'oxygène sont les conditions générales. De même chez diverses Algues, par exemple, chez *Vaucheria*, l'élimination de certains sels nutritifs, qui amène la production de zoospores, est l'irritation morphogène ; une certaine intensité de lumière est une condition spéciale ; l'oxygène et l'humidité sont des conditions générales.

L'étude de l'irritation morphogène a pour nous un très grand

Digitized by Google

intérêt, parce qu'une fois que nous la connaissons nous avons devant nous un problème physiologique clair ; si dans le cas où nous éloignons quelques substances nutritives de l'extrémité d'un filament en voie de croissance, ce filament réagit en donnant lieu à la formation des zoospores, la première action de l'irritation consiste dans un certain changement du milieu intérieur de la cellule et à ce changement se rattache toute la suite des réactions ultérieures. Mais actuellement les sciences physiologiques sont encore trop peu développées pour que nous puissions dire exactement ce qui se passe dans la cellule. Ce n'est que dans les cas très simples qu'il est possible de trouver la condition extérieure, jouant le rôle d'irritation morphogène ; si, au contraire, nous avons devant nous un ensemble de conditions, il nous devient très difficile de distinguer les irritations morphogènes.

Les conditions générales mettent l'organisme dans un état d'irritabilité, dans lequel il a le pouvoir de se reproduire parce qu'il est dans ce cas accessible aux irritations morphogènes. Les conditions spéciales doivent en un certain sens agir aussi dans le processus du développement. Certaines conditions caractérisent le processus de la reproduction et le distinguent ainsi des autres processus vitaux, par exemple de la croissance. Mais très souvent, il est difficile de faire la différence, entre les conditions générales et les conditions spéciales, et le progrès des sciences biologiques nous apprendra ultérieurement, selon Klebs (1), si la différance entre ces deux sortes de conditions doit être maintenue.

Nous pouvons maintenant aborder l'étude de la physiologie de la reproduction chez les Champignons ; mais il nous faut encore définir ce que nous entendons par reproduction. En voici la définition : la reproduction c'est la formation de germes qui diffèrent par leur structure particulière des parties végétatives, se détachent de la plante mère et redonnent une plante semblable. La plupart de ces germes sont formés d'une seule cellule qu'on appelle *spore* (2), ce qui ne veut pas dire qu'il ne puisse y avoir très tôt des divisions

(1) Nous répétons ici encore une fois que dans ce chapitre, nous nous appuyons sur le travail de Klebs de 1900 (N° 5).

(2) On voit qu'ici nous employons, avec Klebs, le mot spore dans le sens tout à fait général d'organe reproducteur, même s'il s'agit d'éléments formés par voie sexuelle.

Digitized by Google

cellulaires. Cette définition de la reproduction n'est peut-être pas suffisamment générale en ce qu'elle exclut les processus de la multiplication, dans lesquels la structure des germes qui se détachent est essentiellement la même que celle des parties végétatives. Mais, avec cette réserve, elle nous suffira cependant pour cette étude. Pour faciliter l'examen général, Klebs donne la division suivante des spores :

1° *Kinospores.* — Ce sont les spores qui se forment par un processus de division simple et servent en général à la multiplication et à la propagation. Aux kinospores appartiennent les zoospores mobiles ou encore les conidies.

2° *Paulospores.* — Ce sont les spores qui, par un processus de transformation de cellules ou de parties de cellules, pourvues de noyaux, se transforment en kystes munis d'une membrane épaisse et servant à la conservation du végétal dans des conditions vitales peu favorables. Ici se placent les chlamydospores ou cellules de repos des Mucorinées, Saprolégniacées, Hypomycètes, les kystes des Myxomycètes, Flagellates, etc.

3° *Carpospores.* — Ce sont toutes les spores qui, par un processus compliqué se forment souvent dans des fruits d'une structure particulière et servent tantôt à la multiplication, tantôt à la conservation, dans la plupart des cas aux deux buts à la fois. Ici se placent les zygotes des Mucorinées, les oospores des Saprolégniacées, Péronosporées, les spores des Ustilaginées, des Ascomycètes et des Basidiomycètes.

La distinction de ces trois sortes de spores est des plus faciles dans le cas où on les rencontre toutes chez la même espèce. Ainsi nous avons chez les Mucorinées des conidies dans les sporanges, comme kinospores, les chlamydospores, comme paulospores et des zygotes comme carpospores.

Nous pouvons maintenant aborder la question de l'influence des conditions extérieures sur la reproduction des Champignons et avant tout celle de l'influence d'un changement de nutrition sur un mycélium normalement nourri.

Pour beaucoup de Champignons on peut constater que le changement de la nutrition est l'irritation essentielle qui donne lieu à la formation des organes de reproduction. On le constate de la

Digitized by Google

façon la plus nette dans les Champignons chez lesquels le processus de cette formation ne dure qu'un temps relativement court, vingt-quatre heures, par exemple. La privation soudaine des matières nutritives dans le milieu qui entoure le mycélium devient la cause qui détermine le début du processus de la reproduction. En voici des exemples pris chez toutes sortes de spores.

Parmi les kinospores, le meilleur exemple nous est donné par la formation des zoospores chez les Saprolégniacées (n° 5, II, p. 106). Les zoospores apparaissent aux extrémités des filaments du mycélium quand il y a un manque de nourriture dans le voisinage le plus proche. La cause irritante est ici la diminution d'une substance organique essentielle au-dessous d'une certaine dose. A une dose plus forte, la reproduction n'aurait pas lieu : au contraire, plus on dilue la solution, plus le phénomène de la reproduction est accentué et son intensité atteint son plus haut point, dans le cas où cette substance est complètement supprimée.

La limite de concentration à partir de laquelle la reproduction se substitue à la croissance végétative est d'autant plus bas que la substance considérée a une valeur nutritive plus considérable. Indiquons cette limite pour quelques substances : peptone, 0,005 °/₀; hémoglobine, 0,01 °/₀ ; leucine, 0,05 °/₀ ; acide asparagique, 0,1 °/₀; asparagine, 0,5 °/₀ ; glucose, 0,8 °/₀ . Dans la nature, la formation des zoospores, quand le champignon croît sur les insectes morts dans l'eau s'explique de la façon suivante : les filaments arrivent probablement dans les zones de liquide, où le manque de nourriture détermine la formation des spores. De même le changement de nutrition occasionne la formation des conidies chez l'*Ascoidea rubescens* et le *Nectria cinnabarina*.

Pour les paulospores, le manque de nourriture a une influence irritante, connue depuis longtemps ; il joue un rôle essentiel dans la formation des kystes des Flagellates, des Infusoires, des Heliozoaires et des Protococcacées. Les chlamydospores de *Fumago*, *Chætomium* et des Mucorinées sont toujours faciles à obtenir, si les mycéliums sont privés de nourriture.

Parmi les carpospores simples (qu'on pourrait également classer parmi les paulospores), les spores des Saccharomycètes et de Bactéries ont pour nous un intérêt particulier. Pendant que les levures, lorsqu'elles sont bien nourries, se multiplient par bour-

Digitized by Google

geonnement, elles produisent des spores « si en présence de l'eau, de l'oxygène de l'air à une température convenable l'affluence de nourriture cesse ou est réduite jusqu'un certain minimum » (De Bary). Selon les travaux publiés par Hansen le manque de nourriture jouerait au contraire un rôle secondaire dans la formation des spores. Comme facteurs importants pour la formation des spores Hansen cite : 1° la nécessité d'avoir des cellules jeunes et fortes, 2° la présence de l'air, 3° une haute température. Parmi ces causes nous ne trouvons pas le manque de nourriture. « Il va de soi », dit Klebs (n° 5, III) : « qu'il faut prendre des cellules saines et fortes ; nous le supposons dans toutes nos considérations. La température, elle, n'a pas une importance spécifique pour la formation des spores ; elle peut régulariser la vitesse de la formation, elle est favorable près de l'optimum, parce qu'elle accélère alors l'action du manque de nourriture ». Dans son article récent dans « Biologisches Centralblatt ». Klebs défend son opinion de la façon suivante : « Dans mon travail de 1900, j'avais fait quelques observations critiques sur les conditions de la sporulation de la levure. Quelques travaux ont paru ensuite qui combattent l'opinion d'après laquelle la diminution de nourriture jouerait un rôle important dans ce processus. Baker cite particulièrement ce fait constaté par lui que certaines espèces de levures ne forment pas leurs spores, quand elles manquent totalement de nourriture. Elles ne sporulent qu'à la condition d'avoir encore des substances nutritives à leur disposition. Mais Baker n'a pas pensé que ce fait ne s'oppose nullement à mon opinion, de même que ce que j'observais chez les Champignons d'une plus haute organisation. Baker ne peut pas montrer que ses levures forment des spores quand la quantité de matières nutritives reste constante. Pour éviter des malentendus pareils, j'ai insisté dans mon exposé sur ce fait que j'ai parlé de la *diminution* de la nourriture arrivant de l'extérieur, comme d'un facteur occasionnant la sporulation et non pas d'un manque absolu de substances nutritives.

« Les travaux récents de Hansen ne peuvent pas non plus réfuter mes conclusions. Hansen montre que pour la formation des spores, contrairement à ce qui a lieu pour la croissance, l'oxygène est nécessaire. Une affluence d'oxygène favorise le processus, de même qu'une haute température. Nous avons ici le fait que j'ai déjà

Digitized by Google

constaté pour *Mucor racemosus*, dont le mycélium peut croître sans oxygène, mais dont les sporanges ne se forment qu'en présence de ce gaz. Le minimum de la pression de l'air est à peu près 6 à 10 mm. de mercure. Pour la levure, Hansen n'a pas défini plus exactement le minimum de la pression, il est probable que dans ce cas le minimum est relativement bas. En tout cas ses expériences montrent seulement que pour la formation des spores une plus grande tension de l'oxygène est nécessaire, ce que j'avais déjà constaté comme une règle générale. Hansen me reproche mon unilatéralité, il n'est pas moins unilatéral que moi, lorsqu'il dit : « c'est l'oxygène et non pas le manque de nourriture qui provoque le développement des spores ». Il n'a jamais montré, comme Matruchot l'avait fait pour les Bactéries anaérobies, que l'accès de l'oxygène en présence d'une nourriture constante peut occasionner la formation des spores. La formation plus intense des spores dans les cultures où l'air se renouvelle que dans celles où l'air ne se renouvelle pas peut être expliquée par le fait que dans les premières nous avons une croissance plus intense, ce qui occasionne une diminution plus rapide de la nourriture.

« Le fait que les cellules de levures en amas épais sur la gélatine nutritive forment des spores ne prouve pas non plus que cette formation s'est accomplie dans des conditions de nutrition constante ; parce que les cellules de la surface peuvent éprouver une diminution de nourriture avant qu'elles ne reçoivent du voisinage de la gélatine un aliment nouveau. Hansen cite encore le fait qu'une solution de gypse supprime le bourgeonnement de la levure et favorise la formation des spores, mais dans ce cas il éloigne toute nourriture organique. »

Pour les Bactéries, la dépendance que nous avons citée plus haut avait été démontrée par les travaux de Büchner et Schreiber.

Pour les autres carpospores, nous citerons pour exemple les spores de *Basidiobolus ranarum* et d'*Ascoidea*. Le même facteur excite la formation des œufs chez *Saprolegnia ;* nous avons déjà indiqué que pour la formation des zoospores la diminution de la nourriture est également nécessaire. L'apparition de telle ou telle forme de reproduction dépend du degré d'action de ce facteur ; il se produit des zoospores si les extrémités en voie de croissance des filaments manquent de nourriture, pendant que l'autre partie du

Digitized by Google

mycelium peut se trouver dans des conditions de nutrition intense; au contraire, la formation des œufs a lieu dans le cas où la plus grande partie du mycelium ou mieux tout le mycelium subit un manque de nourriture.

L'importance du manque relatif de nourriture pour la fructification des Champignons d'une organisation plus complète explique selon Klebs le phénomène des ronds de sorcière. On observe la même disposition des fruits en forme de cercles dans des cultures de Champignons plus simples; un exemple est donné par Werner (1) dans une figure de *Volutella ciliata*.

Tout ce que nous avons dit plus haut nous montre que dans beaucoup de cas nous pouvons à volonté garder un Champignon à l'état purement végétatif ou bien en obtenir des fructifications; cela dépendra des conditions extérieures dans lesquelles nous le plaçons; c'est ainsi que Klebs a réussi à maintenir un mycélium de *Saprolegnia* dans un état de végétation ininterrompue pendant six années, sans que ce Champignon soit arrivé à former des spores; Klebs a gardé dans le même état un plasmode d'un Myxomycète pendant trois années. Le moyen par lequel on pouvait faire réussir ces expériences était le renouvellement ininterrompu du milieu nutritif; dans ces conditions l'irritation qui occasionne la reproduction et qui consiste ici dans le manque de nourriture n'existait pas et les Champignons n'arrivaient pas à former leurs organes reproducteurs. Ce plasmode dont nous venons de parler était cultivé sur agar-agar avec des morceaux de tige de *Vicia Faba*, et jamais on ne pouvait constater une fructification quand le plasmode touchait à la nourriture fraîche; mais quand on laisse le plasmode dans le milieu de culture sans renouveler la nourriture, alors arrive le moment où la quantité de nourriture organique descend au-dessous d'une certaine dose, change probablement aussi de qualité et nous obtenons des fructifications. Les mêmes expériences étaient faites avec *Pleospora*, *Coprinus*, etc.

Maintenant nous voulons, sans faire beaucoup d'incursions dans les détails, résumer les propositions émises par Klebs au sujet

(1) Die Bedingungen der Conidienbildung bei einigen Pilzen. Thèse Bâle, 1898, p. 40.

Digitized by Google

de la nutrition, comme condition générale et comme irritation morphogène et les appuyer par quelques exemples.

I. — La nutrition comme condition générale de la vie

1. La reproduction se fait avec d'autant plus d'intensité que la nutrition des parties végétatives est meilleure avant ce phénomène, c'est-à dire que la nourriture, dans sa qualité et quantité, est plus proche de la composition chimique optima pour l'espèce dont nous étudions la reproduction.

2. Chaque changement défavorable dans la quantité ou la qualité des substances nutritives, chaque addition de matières nocives a une influence nuisible d'abord sur la reproduction et, quand cette action défavorable devient plus forte, sur la croissance.

3. Les divers modes de reproduction d'un même Champignon exigent une qualité et une quantité et une concentration différentes des matières nutritives, une forme de fructification, morphologiquement supérieure exige plus de nourriture et d'une qualité meilleure qu'une forme inférieure ; elle est en même temps plus sensible aux influences nuisibles.

II. — La Nutrition comme irritation occasionnant la reproduction

1. — Chez toutes les espèces qui fructifient dans des liquides ou dans des milieux solides imprégnés d'un liquide, un changement de la nutrition et surtout une diminution de l'arrivée de l'aliment est une cause essentielle d'apparition de la fonction reproductrice.

2. — Chez les espèces qui fructifient dans l'air, la diminution de la nourriture dans le milieu est aussi une irritation essentielle ; mais ici il y a encore l'influence des facteurs de la vie dans l'air.

Quelques exemples vont nous préciser ces propositions. Les expériences sur *Sporodinia grandis* montrent que si nous le cultivons sur 10 ccm. de gélatine avec glucose (quantité absolue de glucose 0 gr. 25, concentration 2,5 °/₀) nous obtenons la formation des zygotes ; si nous prenons 0 gr. 25 de glucose pour 50 ccm. de gélatine, c'est-à-dire une concentration de 0,5 °/₀ nous n'obtenons aucune formation de zygotes, la nutrition du mycelium est, dans ce cas, défavorable. Les expériences de Schostakowisch (1) avec

(1) Ueber die Bedingungen der Conidienbildung, Flora, 1893.

Digitized by Google

Fumago, nous montrent que, quand nous cultivons sur peptone pure, nous n'obtenons qu'un mycélium appauvri, stérile ; dans le cas où nous ajoutons à la peptone des sels minéraux nécessaires, nous arrivons à avoir des conidies ; s'il manque seulement un des éléments nécessaires (potasse, magnésie, phosphore), alors les conidies ne mûrissent pas.

Un cas, dans lequel deux formes de spores exigent des quantités différentes de nourriture nous est donné par *Sporodinia* : un volume de jus de pruneaux de 0,05 était suffisant pour la formation de 19 zygotes ; en ne prenant que 0 ccm. 01 nous n'avons obtenu qu'une formation de sporanges. Pour ce qui est de l'influence des matières nocives sur la reproduction nous citerons les expériences de Behring qui a obtenu une race asporogène du charbon en la cultivant sur de la gélatine avec des substances nuisibles (acide rosolique ou chlorhydrique) ; Roux a employé l'acide phénique (8+20 parties pour 10.000 du liquide) et a obtenu une race asporogène qui ne pouvait plus être transformée en une race sporogène. Behring a aussi observé que la quantité nécessaire pour supprimer la formation des spores est moindre que la quantité nécessaire pour supprimer la croissance.

Dans son travail, où il résume ces recherches sur la reproduction et où il cite la plupart des faits connus de la bibliographie botanique, Klebs nous donne encore beaucoup d'exemples dans lesquels la quantité ou la qualité de la nourriture détermine tel ou tel mode de reproduction ; nous n'avons cité que quelques-uns de ces exemples.

Il nous reste à montrer quelle est l'importance des autres conditions extérieures pour la reproduction des Champignons. Nous avons déjà indiqué dans l'exemple de *Saprolegnia* que l'eau peut quelquefois jouer le rôle d'une condition spéciale pour la reproduction ; nous ne connaissons pas de cas où l'eau joue de rôle d'irritation morphogène.

La diminution de l'humidité quand le Champignon passe de l'eau dans l'air ou de l'air humide dans l'air plus sec peut provoquer le processus de la reproduction, ainsi les filaments du mycelium d'*Ascoidea rubescens* forment des conidies quand ils passent du liquide nutritif dans l'air ; mais il est difficile de savoir si ce fait tient à la transpiration ou au changement de nutrition dû au

Digitized by Google

passage à vie aérienne. Nous avons chez *Sporodinia* un exemple de l'influence de la transpiration sur la reproduction, la nutrition étant supposée constante. Le degré d'humidité détermine la formation de sporanges ou de zygotes (n° 5, I). Les sporanges se forment quand on transfère d'un air humide, dans un air relativement sec (70 à 80 degrés hygrométriques) un mycélium où se formaient précédemment des zygotes.

Nous pouvons encore citer quelques exemples où la transpiration unie à un changement de nutrition apparaît comme l'irritation morphogène dans la formation des conidies ; ainsi chez *Sporodesmium* spec. nous trouvons, quand l'air ambiant est d'une humidité tempérée, la formation des conidies la plus intense ; dans un air saturé de vapeur d'eau, nous obtenons un mycelium luxuriant, presque stérile, dont une partie seulement forme des conidies. Les mêmes observations ont été faites par Klebs sur *Botrytis cinerea*.

La lumière apparaît comme une irritation déterminant le processus de la reproduction chez quelques espèces de *Coprinus* et de *Sphærobolus*, où l'apparition des fruits ne se produit qu'à un éclairement suffisant ; chez les autres Champignons, la lumière est plutôt une condition spéciale pour le développement de la partie qui porte les spores, la condition première étant le changement du substratum nutritif.

Quant à l'influence de la température sur la reproduction des Champignons, on peut d'après les travaux faits sur cette question, tirer la conclusion, qu'une température qui n'est pas loin de l'optimum n'a aucune influence morphogène sur le processus de la reproduction ; mais elle peut avoir une action sur l'irritation morphogène et par conséquent rendre la reproduction plus hâtive et plus intense.

Nous avons déjà parlé plus haut du rôle de l'oxygène dans le processus de la reproduction ; pour la formation des spores il est nécessaire d'avoir une plus grande tension de l'oxygène, que pour la croissance. En outre, l'oxygène se montre chez les Bactéries anaérobies comme la condition occasionnant la formation des spores.

(A suivre).

Digitized by Google

SUR LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES A CHLOROPHYLLE,

A L'ABRI DU GAZ CARBONIQUE DE L'ATMOSPHÈRE,

DANS UN SOL AMIDÉ, A DOSE NON TOXIQUE,

par M. Jules LEFÈVRE (*Suite*)

IV

OBSERVATIONS CRITIQUES SUR LE ROLE DES AMIDES DANS LE MÉTABOLISME VÉGÉTAL

Si l'on s'en tient aux vues théoriques qui viennent d'être exposées, rien n'est plus logique que la tentative expérimentale d'une synthèse de protéides par la plante.

Il est cependant nécessaire, avant d'aller plus loin, d'examiner critiquement les diverses indications fournies par la biologie végétale sur la nature et la signification du *mouvement amidé* à travers les tissus et les organes de la plante.

Observations générales. — En physiologie animale, les amides se montrent vers la fin du cycle matériel. Les uns, comme la tyrosine, la leucine, le glycocolle apparaissent à la suite de la décomposition protéique (dont ils retiennent en majeure partie l'azote et le soufre) et immédiatement avant les véritables *egesta* amidés dont ils sont l'origine. Les autres, dont l'urée, les acides urique et hippurique (1)

(1) Le sort des principales amides de la dislocation protéique chez l'homme est en effet fort clair. La tyrosine unit son radical oxyphényl au glycocolle pour former l'acide hippurique éliminé par les urines. Les leucines par oxydation se transforment dans l'organisme en urée, CO^2 et acides gras ; et l'on remarquera encore que l'urée et le CO^2 sont des produits ultimes de la nutrition.

La formule de cette transformation est :

$$2C^9H^{13}AzO^3 + O^6 = COAz^2H^4 + CO^2 + 2C^5H^{10}O^2 + H^2O.$$

Seuls, l'acide chondroïtique, la cérébrine apparaissent comme des produits amidés de réserve.

Digitized by Google

sont les prototypes, représentent précisément ces réels egesta azotés. Mais, en tout cas, les diverses amides du métabolisme animal conservent, possèdent toujours une place et un rôle déterminés : conséquents ou antécédents de produits eux-mêmes bien définis, elles apparaissent, avec un déterminisme exact, dans l'une des scènes du travail de la nutrition.

Chose essentielle, chez l'animal, le cycle matériel auquel ces amides appartiennent semble *irréversible* ; le courant de matière ne remonte pas vers sa source. Les amides forment toujours une étape de la décomposition, jamais visiblement une étape de synthèse (1) (2).

Chez les végétaux chlorophylliens, le jeu des amides, la signification et le mécanisme des processus amidés deviennent tout autres. Deux caractères nouveaux apparaissent, à savoir :

1° La *reversibilité* presque indifférente des processus chimiques, permettant alternativement, selon les besoins de la plante, les décompositions et les synthèses ;

2° La *multiplicité* presque illimitée des réactions, déjà attestée par l'extraordinaire variété des corps organiques extraits de la cellule végétale ; et, par suite, pour les processus du métabolisme, une *souplesse* et une diversité presque impossibles à saisir et à fixer dans les limites d'un schéma général (3).

Il y a donc lieu, en ce qui concerne le sort des amides dans la vie végétale, de les envisager successivement comme *matériaux de destruction*, matériaux de *construction*, matériaux de *transport*.

(1) Cela est même vrai pour la tyrosine; car bien qu'elle prenne part à la synthèse de l'acide hippurique, elle se décompose d'abord en donnant le radical oxyphényle qui s'unit au glycocolle, et l'acide amido-propionique dont l'oxydation engendre l'urée.

(2) Quant à l'hypothèse que les amides précédentes pourraient, à un moment donné, servir de réel aliment à l'organisme animal, ou devenir des matériaux de synthèse, elle est contredite par le fait classique que l'injection directe ou indirecte dans le sang des amides (glycocolle, tyrosine, leucine) engendre rapidement l'urée, *sans épargner la destruction protéique* (A. Gautier, Chimie de la cellule).

(3) Sans doute la reversibilité de certains processus chimiques s'impose aussi chez l'animal. Le glycogène et le glucose subissent des transformations réciproques, comme l'amidon et le sucre dans les tissus végétaux. De même les amylacés de l'alimentation peuvent faire des graisses et inversement il est probable que les graisses de l'animal peuvent reconstituer glycogène et glucose. Mais ces exemples particuliers ne forment pas une règle. En tout cas, encore une fois, les amides essentielles (leucines et tyrosine) ne remontent jamais le courant de décomposition auquel elles participent.

Digitized by Google

Cette systématisation théorique de la fonction amidée dans l'organisme végétal, que je propose ici, est déjà visible dans l'enseignement de Pfeffer (1). Justifions-la. Nous en tirerons ensuite les conclusions pratiques qui intéressent notre sujet.

Les amides matériaux de construction. — Dans la graine, les matières *protéiques* forment à peu près la totalité du matériel azoté. Au contraire, pendant la germination, l'acide amido-valérique, l'arginine, la xanthine, l'hypoxanthine et les dérivés amidés de l'urée apparaissent en abondance (2). Ces amides résultent de la décomposition des protéiques de l'albumen : *la plantule effectue dans ce cas un travail de nutrition identique à la nutrition normale des animaux.* Chez les plantules de Légumineuses les amides peuvent ainsi former 30 p. c. des matières azotées (3).

Adultes ou en pleine végétation, les plantes poursuivent encore la désassimilation des matières albuminoïdes. Mais, tandis que chez l'animal cette décomposition va jusqu'à l'urée, chez le végétal elle ne semble aller normalement que jusqu'aux amides proprement dites ; aussi y a-t-il augmentation notable d'asparagine et d'amides lorsque les plantes vertes ayant été affamées par l'arrêt de l'assimilation chlorophyllienne (obscurité, inanition de CO^2), l'albumine de l'organisme est obligée par sa décomposition de faire les frais de l'énergie (4), à la manière des champignons ou des animaux privés d'aliments non azotés. Il est vraisemblable que cette décomposition ne s'arrête même pas lorsque la plante, largement pourvue de matières non azotées, n'a qu'à assurer le fonctionnement de son organisme adulte (5). Au surplus, si cette décomposition protéique devait engendrer un excès d'amide (à dose toxique), la plante se débarrasserait de cet excès d'azote par production d'ammoniac.

Les amides, matériaux de réserve et de construction. — Dans tout ce qui précède, les amides apparaissent comme produits de désassimilation, c'est-à-dire comme *excreta.* Les voici maintenant qui jouent le rôle de réserve et forment un matériel de synthèse albuminoïde.

(1) Pfeffer : Physiologie der Pflanzen.
(2) E. Schulze : Landwirth. Jahr., V, p. 848, 1876.
(3) Pfeffer : *loc. cit.*, traduct. française de Friedel, t. I, p. 469.
(4) Borodine : Bot. Zeit., p. 801, 1878 ; E. Schulze : Landwirthsch. Jahrb., IX, p. 25, 1880 ; O. Müller : Versuchstat., XXXIII, p. 327, 1887.
(5) Pfeffer : *loc. cit.*, p. 472.

Digitized by Google

Dans les rhizomes, les racines, les tubercules, les oignons, les amides se présentent comme des *matières de réserve* : elles y constituent même parfois la plus grande partie des principes azotés (1). En effet, après la germination, pendant le développement des organes de végétation, les amides se portent vers les réserves (pomme de terre, topinambour, betterave, etc.) (2). De toutes ces amides, l'asparagine est la plus abondante. Que deviennent-elles, lorsque les réserves qui les contiennent servent à leur tour à la végétation ?

Les faits suivants le montrent.

Il y a consommation des amides par les nouveaux organes de la plante. Cette régénération amidée des protéiques, processus de chimio-synthèse des plantes vertes, obéit à l'action de la lumière (3) ; mais, d'après les auteurs, la synthèse serait encore favorisée par la présence de la glycérine, du sucre, d'un hydrade de carbone (4), même à l'obscurité.

Enfin, non-seulement les amides forment un matériel azoté commun de la synthèse albuminoïde, mais encore elles peuvent être constituées elles-mêmes par synthèse chez les plantes supérieures en voie de végétation active (5).

Les amides, matériaux solubles de circulation azotée. — Un enseignement précieux se dégage de ce qui précède. Si les amides abondent pendant la germination, ce n'est assurément pas comme simples résidus ultimes de désassimilation des protéiques de la graine, car la réserve azotée de l'albumen serait bientôt perdue pour la jeune plante. Les amides, au contraire, véritables matériaux de transport et de circulation, se portent depuis la réserve protéique de la graine jusqu'aux organes en voie de formation. On a vu qu'à la fin de la germination, les amides transportées vers ces jeunes organes, se consomment et s'utilisent pour la construction des tissus nouveaux ; elles diminuent aussi peu à peu dans les organes adultes qui ne servent pas de réserve.

(1) Pfeffer : *loc. cit.*, p. 465.

(2) Kellner : Landwirth. Jahrb., t. VIII, 1879; Emmerling : Versuchst. 1880 ; E. Schulze : Landwirth. Jahrb., 1880; König : Nahrungs und Genusmittel, vol. 1, p. 461, 1889.

(3) O. Müller : Versuchsst., vol. XXXIII, p. 311, 1886.

(4) Palladine : C. R. Ac. d. Sc., t. 128, p. 377, 1899; Mazé : C. R. Ac. d. Sc., 1899; J. Laurent : Revue Générale de Botanique, 1903.

(5) Pfeffer : *loc. cit.*; Lœw : *loc. cit.*, théorie de la synthèse de l'aldéhyde aspartique.

Digitized by Google

Ainsi, il y a transport azoté par les amides, spécialement par l'asparagine, la consommation de celle-ci se proportionnant à la grandeur de la décomposition du CO^2 par la chlorophylle. Tous ces faits s'opposent à l'ancienne opinion de Boussingault, récemment reprise par Prianischnikow (1), qui considérait l'asparagine comme un excretum.

Conclusion. — En résumé: produits de désassimilation, matériaux de réserve, formes de transport, éléments de la construction azotée, les amides se prêtent dans l'organisme végétal à toutes les modalités du métabolisme azoté. Aussi doit-on conclure avec E. Schulze (2) que, dans la même plante, les amides se comporteront diversement suivant les conditions de nutrition et de culture, et, avec Pfeffer (3), que des expériences méthodiquement dirigées mettront certainement au jour des faits importants à l'égard du jeu des amides dans la nutrition des plantes. Ce sont quelques-uns de ces faits que nous avons tenté d'élucider ici, en présentant à la plante un aliment purement amidé.

Nous y sommes une fois de plus autorisé, par l'examen qui vient d'être fait sur ce rôle remarquable *de réserve*, *de construction*, *de matériel alimentaire*, *d'agents de transport*, que les amides jouent dans l'organisme végétal.

V

MÉTHODE EXPÉRIMENTALE. APPAREILS

Il s'agit de faire développer la plante en atmosphère confinée, à l'abri du CO^2 atmosphérique. Dans ce but, j'emploie une cloche contenant de la baryte, tantôt en dissolution concentrée, tantôt en morceaux : l'acide carbonique sera donc absorbé. Il est vrai qu'en respirant, la plante continuera de fournir du gaz carbonique dont une partie échappera vraisemblablement à la baryte et sera reprise par le travail chlorophyllien de la plante. Mais cette fraction du CO^2 venue de la plante, ne peut naturellement justifier sa croissance;

(1) Prianischnikow : Versuchsstatt, vol. XLVI, p. 458; 1896.
(2) E. Schulze : Zeitschrift. f. physiol. Chemie, vol. XXII, p. 411, 1896.
(3) Pfeffer : *loc. cit.*, p. 474.

Digitized by Google

il suffira donc que cette plante se développe et *fasse recette* pour que l'on soit en droit d'affirmer qu'elle a trouvé une autre source de carbone que celle de sa propre respiration. Au surplus, l'expérience directe nous prouvera que l'absorption par la baryte est à peu près parfaite.

Appareil. — La figure ci-contre représente la disposition générale de l'appareil.

La cloche à tubulure C, haute de 35 cent., large de 17 cent., a une capacité d'environ 6 litres. Son bord inférieur soigneusement dressé et rodé est exactement appliqué sur une dalle épaisse de verre dépoli, bien plane. La jointure est faite au suif ; on s'assurera de son étanchéité en essayant de faire passer, sous une pression de quelques centimètres d'eau, le courant d'oxygène destiné à alimenter la plante. Si les jointures sont bien étanches, les bulles de gaz du tube laveur s'arrêteront bientôt.

A l'intérieur de la cloche, reposant sur la dalle de verre, deux cristallisoirs de diamètre très inégal, mais de même hauteur, sont disposés concentriquement. Le plus petit contient le pot de culture. Dans l'espace compris entre les deux cristallisoirs se trouve la baryte. S'il s'agit d'une solution, la lessive se carbonatera peu à peu ; il suffira de secouer l'appareil d'un rythme léger pour faire tomber les pellicules de carbonate qui s'accumuleront au fond ; la surface de la solution redeviendra libre.

La solution peut s'épuiser ; alors son pouvoir absorbant diminuera. Il est vrai que la quantité de lessive est assez grande pour permettre des expériences prolongées. Si cependant l'étude devait atteindre et dépasser 6 ou 7 semaines, la solution serait renouvelée par simple syphonage, au merzen d'un tube convenable traversant la tubulure et plongeant dans la solution.

En *t* est le tube d'arrosage, fermé par le robinet en verre *r''* rodé et vaseliné. L'extrémité inférieure de ce tube arrive à la surface de la terre, tangentiellement, de façon à permettre à la nappe liquide d'arrosage de se répandre à peu près uniformément. Dans la plupart des cas d'ailleurs l'arrosage en cours d'expérience est inutile, la terre ayant été suffisamment humectée dès le début, et l'évaporation en atmosphère saturée étant réduite.

Deux tubes traversent le bouchon de caoutchouc à frottement

Digitized by Google

dur. Les joints sont graissés et lutés, par surcroît, avec le plus grand soin. De ces deux tubes, l'un *t* vient d'être mentionné pour

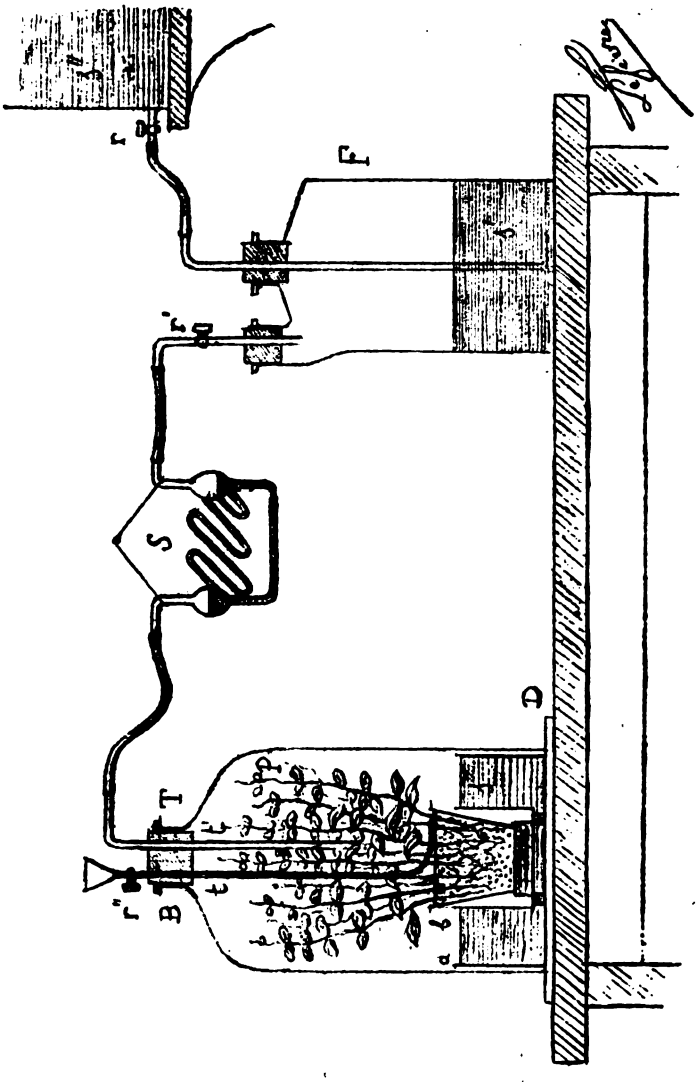


Fig. 1. — *Disposition schématique de l'appareil* : *C*, cloche à tubulure *T*; *a b*, cristallisoirs avec solution *s* de baryte; *P*, plante; *t*, tube d'arrosage; *t'*, tube à oxygène; *B*, bouchon de caoutchouc; *S*, tube Schlœsing à baryte; *F*, flacon à oxygène; *s'* et *s''*, solutions de baryte; *F'*, réservoir à baryte; *r*, *r'*, *r''*, robinets.

l'arrosage, l'autre *t'* est le tube adducteur d'oxygène. Il est relié à un tube Schlœsing *S* dont la portion sinueuse présente un dévelop-

Digitized by Google

pement de 0 m. 90 ; dans ce tube est une solution saturée de baryte. Le tube *S* est lui-même en rapport avec un flacon *F* à oxygène, de 3 litres, contenant d'avance une certaine quantité de solution absorbante. Enfin le flacon *F* communique avec un réservoir à baryte *F'*, un peu surélevé et servant à tenir l'oxygène sous pression. Ce réservoir est toujours clos. On se contente de l'entr'ouvrir juste au moment de faire couler la solution qu'il renferme.

Quel que soit le processus encore inconnu de la plante, nous devons, dans le doute, lui assurer l'oxygène nécessaire à sa respiration. Pour alimenter la cloche de culture d'oxygène, on débouchera d'abord le réservoir *F'*, on ouvrira successivement les robinets *r''*, *r*, *r'* ; *r'* sera ouvert avec précaution de façon à faire passer dans le tube laveur les bulles d'oxygène régulièrement et lentement. Je fais remarquer que l'oxygène, déjà maintenu longuement au contact de la baryte du flacon *F*, lavé encore dans le long tube Schlœsing *bulle à bulle*, est purifié de CO^2 avec une rare perfection.

VI

SUR LE CHOIX DES PLANTES ET SUR LA PRÉPARATION DES TERRES DE CULTURE

A. *Choix des plantes.* — La cloche, à partir de la surface de la terre de culture jusqu'à la tubulure, ne présente guère que 23 centim. de hauteur. On devra donc employer des plantes de petite taille, assez robustes et rustiques d'ailleurs, pour résister à l'épreuve. L'expérience justifiera pleinement cette précaution en révélant l'importance de la *crise* que les plantes ont à subir. J'ai choisi le *Cresson alénois* (Lepidium sativum), la *Capucine naine* (Tropæolum varians nanum), le *Basilic fin* vert (Ocimum minimum).

Beaucoup d'expériences porteront sur le cresson. Ce choix s'explique. La vie sous cloche présente déjà cette difficulté considérable d'avoir lieu dans une atmosphère toujours saturée qui altère rapidement le processus physiologique et amène ordinairement la dégénérescence des plantes. Il a donc été nécessaire d'utiliser une plante de terrains humides telle que le cresson.

On pourra toutefois faire vivre pendant plusieurs semaines, en

Digitized by Google

atmosphère confinée, des plantes de milieu sec, pourvu que l'on remplace la solution de baryte par la baryte sèche concassée en proportion convenable. Cet emploi de la baryte sèche exige toutefois une extrême prudence, et fait surgir une difficulté nouvelle, car on risque toujours de produire une dessiccation trop brutale qui tue la plante en quelques heures.

B. *Choix et préparation des terres de culture.* — Une assez longue étude préliminaire a été nécessaire pour arrêter le choix des terres. Il a fallu de nombreux essais méthodiques avant d'obtenir pour chaque plante le milieu de culture physiquement convenable.

Choix du sable. — Il s'agit d'abord d'écarter des terres tout carbone minéral (1) ; donc pas de carbonates. On prendra donc un sable siliceux tel que sable fin de Fontainebleau, sable de mer ou d'alluvions tamisé, brique pilée. Il a fallu rejeter le sable fin qui donne une terre beaucoup trop serrée : tous nos essais de germination avec ce sable ont été inutiles ; graines et racines étaient étouffées. La brique pilée, trop poreuse, et d'ailleurs de composition par trop incertaine, n'a donné au surplus que des résultats médiocres. Nous nous sommes donc arrêté à un gravier tamisé à la grosseur d'une chapelure de boulangerie. Longuement lavé aux acides, puis à l'eau distillée, ce sable est ensuite calciné, afin d'en écarter toute matière organique et de le stériliser.

De fait, un sol uniquement formé de ce sable n'a pas encore la consistance qui permet le développement normal des graines. Trop sec et perméable, ne gardant pas l'humidité, il est absolument inacceptable pour le cresson.

Emploi de la mousse stérilisée. — Cherchant à obtenir un sol plus hygrométrique, plus meuble et mieux aéré, j'ai vainement tenté d'ajouter à ce sable une certaine proportion de fibres minérales (amiante) ; je n'obtenais encore qu'une terre trop lourde, dans laquelle les plantules invariablement avortaient. J'ai donc fini par prendre pour la plupart de mes expériences, principalement pour le cresson, un mélange du sable précédemment indiqué avec de la mousse teinte stérilisée, hachée comme du persil. J'ai obtenu ainsi une terre de consistance excellente à laquelle on pourra d'ailleurs

(1) L'expérience nous a appris ultérieurement, comme on le verra, que le gaz carbonique du sol n'est pas assimilable.

Digitized by Google

ajouter un peu de kaolin pur. A partir de ce moment les germinations ont réussi.

Toutefois, avant d'adopter définitivement cette mousse, il convenait d'en justifier l'emploi par une épreuve de fermentation propre à nous assurer qu'elle ne donne pas de CO^2.

Dans ce but, une certaine quantité de mousse artificielle fraîchement préparée a été mise dans un matras avec un peu d'eau non stérilisée. Le matras hermétiquement clos pouvait de temps en temps recevoir quelques bulles d'air. Or, il ne s'est produit aucun dégagement de gaz (1); l'eau est restée limpide, la mousse intacte (2). Au bout d'un mois, on y a fait passer un peu de solution de baryte; celle-ci s'est à peine troublée, ni plus ni moins qu'un matras témoin préparé quelques minutes avant l'épreuve de baryte.

Cette étude de fermentation sera d'ailleurs généralement refaite dans les diverses expériences de culture. Cette précaution n'est pas inutile. On verra en effet qu'il se produit parfois un faible dégagement de CO^2. Ultérieurement on verra comment nous avons été amené à résoudre la question de savoir quelle influence ce léger dégagement peut avoir sur le développement des plantes.

Minéralisation des terres. — Cette terre est détrempée avec de l'eau distillée et rebouillie. Puis on s'occupe de la minéraliser. Chaque pot d'épreuve, soigneusement lavé puis stérilisé par un séjour de plusieurs heures dans l'étuve à 200 ou 300°, reçoit le mélange de 300 g. du sable mentionné et d'un volume égal de mousse stérilisée, détrempée de 200 g. d'eau minéralisée par formule de Detmer selon les proportions suivantes :

AzO^3K . . .	0g.350
NaCl . . .	0.175
SO^4Ca . . .	0.175
SO^4Mg . . .	0.065
PO^4K^3 . . .	0.150
Trace de sel de fer.	
Total	0g.915

Observations critiques sur la préparation de ces terres (3). — Ici se

(1) Mis en rapport avec un manomètre à eau, l'appareil a simplement fonctionné en thermomètre à air, suivant les variations de température.

(2) Une préparation faite depuis plus de deux ans n'a pas encore changé.

(3) A propos d'une remarque faite par MM. Dangeard et N. Bernard au congrès de l'*Association française pour l'avancement des sciences*, Cherbourg, 4 août 1905.

Digitized by Google

place une critique nécessaire; elle concerne le degré de stérilisation des cultures et de leur milieu. Il est en effet nécessaire d'éviter toute équivoque à ce sujet.

On vient de voir les précautions prises pour stériliser pots, terre et solution (1). Les graines elles-mêmes ont été passées pendant 15 minutes, pour quelques expériences, dans la solution de sublimé à 2 ou 3 pour mille.

Nous avons voulu par là écarter surtout le développement des cryptogames mucédinées qui pourraient envahir la culture surtout dans les atmosphères humides que nous employons; de fait ce n'est que bien rarement que nous avons eu, en fin d'expérience, quelques rares filaments de mycélium soit sur la terre, soit sur le bord des pots.

Mais nous ne garantissons rien de plus. Aucun examen bactériologique, en effet, n'a été réalisé sur les terres, et j'ajoute qu'il n'y avait pas lieu de le faire; voici pourquoi :

1° Quels que soient les soins d'asepsie à l'égard des graines, on ne peut jamais affirmer que celle-ci ne conservent pas à leur surface quelques micro-organismes. En tout cas il est, sinon certain, du moins fort à craindre qu'il ne se trouve, *à l'intérieur* même de ces graines, de nombreux germes qui, après germination, se développeront eux-mêmes dans le sol (2); 2° On verra que l'urée a été écartée des cultures, et que l'oxamide n'y est employé que par traces. Or, le glycocolle, les leucines, la tyrosine que nous allons employer, sont précisément des *produits ultimes* de l'activité bactérienne dans toute fermentation ou putréfaction des matières azotées organiques. Quelle modification les bactéries pourraient-elles donc exercer sur l'aliment amidé qui sera offert à nos plantes? (3), (4).

(1) Les cloches sont généralement lavées elles-mêmes au sublimé.

(2) Galippe : Note sur la présence de micro-organismes dans les tissus végétaux. Soc. de biolog., juin 1887; *ibid.*, janvier 1895. E. Laurent : Sur l'existence des microbes dans les tissus des plantes supérieures, 1889. J. Laurent : *loc. cit.*, De Varigny : La vie aseptique. Soc. de biolog., février 1896.

(3) Macé : Bactériologie, Paris, Baillière, p. 74. — Duclaux : Microbiologie. Encyclopédie chim. de Frémy, p. 639 et suivantes.

(4) Cherchons d'ailleurs, au point de vue purement chimique, quelles transformations ces corps pourraient subir.

Ce n'est qu'en la chauffant fortement avec la chaux qu'on peut décomposer la leucine en gaz carbonique et amylamine, d'après cette formule :

$$C^6H^{13}AzO^2 = CO^2 + C^5H^{13}Az.$$

Il est vrai que, d'après A. Gautier (Chimie de la cellule), les leucines pourraient

Digitized by Google

3° Ce n'est pas encore tout, nous allons montrer qu'il y a pour les plantules placées en inanition de CO^2 une crise grave qui deviendrait mortelle si on les soumettait trop jeunes à cette épreuve. L'expérience nous a appris qu'il fallait se résoudre à laisser pendant un certain temps les cultures dans les *conditions atmosphériques normales* jusqu'à ce qu'elles aient pris une suffisante vigueur pour surmonter la crise. Il est vrai qu'on les abritera aussi bien que possible par une cloche soulevée sur cales, recouverte elle-même d'une fine étoffe d'étamine blanche. Néanmoins des germes de micro-organismes entreront inévitablement dans l'atmosphère de la cloche pendant cette première phase de l'expérience.

Dans de telles conditions se livrer par système à l'examen bactériologique des cultures, réaliser des soins indéfinis de stérilisation, ne serait-ce pas ici faire un puéril étalage de technique qui n'apparaîtrait plus que comme une fausse prétention de plus grande rigueur ?

4° Enfin, alors même que, par hasard et contre toute évidence, nos amides subiraient une altération légère par les bactéries, de quelle valeur serait ce détail en regard du fait essentiel établi par ces recherches, à savoir : *le développement, en inanition du CO^2 atmosphérique, avec l'aliment choisi ?* (1).

se transformer dans l'organisme d'un animal élevé, au contact de AzH^3 et CO^2 naissants en urée et acides oxy-gras :

$$C^6H^{\,3}AzO^2 + CO^2 + AzH^3 = COAz^2H^4 + C^6H^{12}O^3 \text{ (acide oxy-caproïque).}$$

Mais ce n'est qu'une hypothèse, exigeant en outre des conditions spéciales bien étrangères aux conditions actuelles d'une fermentation par les bactéries pour un sol amidé.

La tyrosine est tellement fixe qu'il faut la fondre avec la potasse pour obtenir son dédoublement en acide para-oxybenzoïque, acide acétique et AzH^3.

Quant au glycocolle, il ne donne même plus lieu aux transformations précédentes, et se prête seulement, en présence de l'acide benzoïque à la synthèse de l'acide hippurique qui ne nous préoccupe guère.

Enfin l'alanine, semblable à la leucine, soumis à la distillation sèche, peut donner le CO^2 et l'éthylamine.

Au total la critique chimique ne nous permet pas plus que les considérations bactériologiques d'imaginer la modification des amides, pas même en amines, ce qui pourtant ne changerait pas encore la thèse que nous poursuivons.

(1) S'inquiétera-t-on de savoir s'il reste dans nos cultures des bactéries propres à réaliser avec la partie souterraine des plantes quelque symbiose agissant sur les amides pour en faciliter l'absorption ? Ce serait une toute autre question, dont nous n'avons nullement à nous occuper ici.

Digitized by Google

VI

SUR LA TOXICITÉ DES AMIDES EMPLOYÉES. CHOIX DU MÉLANGE NUTRITIF & DÉTERMINATION DES DOSES

Principe. — Toutes les épreuves précédentes, relatives au plan général et à l'installation, au choix des plantes et à la préparation des terres de culture, ont exigé près de deux années de recherches. Elles représentent la première phase de ce travail.

Une nouvelle période s'ouvre maintenant : il s'agit du choix des amides, de leurs doses alimentaires, et de la détermination des conditions essentielles d'une telle culture sous cloche. Cette deuxième phase, presque aussi longue, n'a pas été, en tout cas, moins difficile que la première.

D'après les vues théoriques déjà présentées dans ce travail, les amides qui, à priori, se présentent pour former l'aliment présumé de la plante sont : l'urée, l'oxamide, la tyrosine, le glycocolle, l'alanine, les leucines caproïque valérique et butyrique ; en tout, huit constituants essentiels de l'albumine.

Mais ces matières sont évidemment toxiques. Elles peuvent exercer, soit individuellement, soit par leur mélange, et suivant leur dose, une influence pernicieuse qui gêne ou arrête la végétation. C'est ce qu'il convient maintenant d'examiner.

Pendant l'automne 1902 et le printemps 1903, une série d'expériences systématiques ont permis d'arrêter cette question. Pour guider le tâtonnement, on s'est inspiré d'abord de la constitution atomique de la molécule d'albumine, et des rapports de poids suivant lesquels ses huit constituants amidés principaux doivent entrer dans le mélange : c'était une première indication précieuse. Nous allons voir comment cette donnée théorique a dû s'assouplir et se rectifier pour entrer dans l'ordre biologique pratique de végétation et de résistance.

Essais sur les amides. — 1° Aux terres artificielles déjà décrites,

Digitized by Google

on a d'abord ajouté 8 gr. de mélange (1) théorique des huit amides, pour 300 gr. de terre sèche, et l'on a semé les graines de cresson.

Cette dose très élevée d'amides n'a permis aucune germination. On devait un peu le craindre. Nous avons donc conclu, non pas que l'emploi des amides est impossible, mais que la dose ou le mélange employé était toxique.

2° L'expérience a été répétée avec 4 gr. du même mélange amidé pour 300 gr. de terre sèche. Cette fois, les graines ont germé ; mais elles sont mortes en quelques jours, les radicules étant entièrement désorganisées.

3° Tout en s'atténuant, la même influence s'est encore montrée pour les doses de 3 gr. et 2 gr. du mélange organique.

4° Je me décide alors à modifier la composition de ce mélange. Successivement, les amides valérique et butyrique, la propionamide, l'acétamide et le méthylsulfate de potassium sont supprimés. Très-volatiles, ils ne paraissent pas, même à dose faible, être aisément tolérés par les organes souterrains ; aussi bien leurs fortes émanations, concentrées dans l'atmosphère confinée des cloches sont assurément funestes aux organes aériens.

5° Nous supprimons encore l'urée, dont la présence, en dépit des précautions prises, donne, comme je le craignais, une légère fermentation ammoniacale propre à troubler la marche schématique d'une expérience

6° Dès lors nos graines germent convenablement : les plantules se développent vigoureusement avec 1 gram., 1 g. 5 et même 2 gr. du mélange rectifié, tandis qu'elles s'étiolent encore si l'on porte de nouveau la dose du mélange à 3 gr. pour 300 de terre sèche.

(1) Ce mélange comprenait exactement les matières et les proportions suivantes :

A Les 8 constituants théoriques essentiels	Tyrosine	0 gr. 28
	Urée	0 » 34
	Oxamide	0 » 44
	Leucine	1 » 20
	Valéramide	2 » 60
	Butyramide	2 » 40
	Alanine	0 » 44
	Glycocolle	0 » 14
B Constituants théoriques accessoires	Propionamide	0 » 40
	Acétamide	0 » 08
	Méthylsulfate de K.	0 » 18
	Total	8 gr. 50

Digitized by Google

Dès lors on peut conclure que :

a — *Dans la préparation de l'aliment amidé, il convient d'écarter les amides valérique, butyrique, propionique et l'urée.*

b — *On peut, au contraire, accepter un mélange d'oxamide* (1), *de tyrosine, de glycocolle, d'alanine et de leucine, pourvu que la dose totale de ces matières organiques ne dépasse pas 1,5 à 2 gr. pour 300 gr. de terre sèche.*

Cette limite correspond à environ *3 pour mille* du mélange amidé choisi par rapport à la terre détrempée, et 5 pour mille à l'égard de la terre sèche.

Voici donc la composition qui peut servir de type de mélange organique pour 500 gr. de terre bien détrempée :

Tyrosine . . .	0g.1
Glycocolle . .	0.4
Alanine . . .	0,4
Oxamide . . .	0.1
Leucine . . .	0.1
Total	1g.1 (2)

(1) La dose d'oxamide devra rester très faible ; la production de l'oxalate d'ammoniaque étant à craindre.

(2) Il semblerait d'après les épreuves de Lutz (*loc. cit.*) que la leucine et la tyrosine, la glycolamine (dont le glycocolle est un produit d'oxydation) fussent inassimilables et toxiques pour la plante verte. J'accepte difficilement cette conclusion. Lutz n'a employé la leucine, la tyrosine, la glycolamine, l'oxynévrine qu'aux doses très élevées de 1 % dans ses solutions nutritives, ne proportionnant nullement ses doses aux toxicités, toujours considérables, mais certainement inégales, des diverses substances qu'il a choisies pour aliments. Sans doute les solutions à 1 % peuvent être employées sans inconvénient lorsqu'il s'agit de la méthylamine, de l'éthylamine, et en général des amines de faible poids moléculaire. Mais il était à priori présumable que cette innocuité à forte dose ne serait pas générale pour les amines ; on devait craindre qu'une loi analogue à celle des alcools, ne donnât pour les amines une toxicité croissante avec le poids moléculaire : en un mot, on devait s'ingénier à varier les doses en respectant l'ordre des toxicités. C'est ce que Lutz n'a pas fait. Aussi au lieu de conclure d'une *façon absolue* que les amines de poids moléculaire élevé ne peuvent pas servir d'aliment à la plante, Lutz n'a-t-il conservé que le droit de conclure qu'elles ne sont pas tolérées à la dose qu'il a choisie. Il suffirait sans doute de reprendre ces recherches avec des solutions aminées convenablement étendues, pour les faire entrer à peu près toutes dans l'alimentation de la plante. C'est ce que nous avons fait ici pour les amides choisies.

(*A suivre*).

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*suite*).

B. — PLANTES A FEUILLES DISTIQUES

ARISTOLOCHIA CLEMATITIS L. (Aristoloche Clématite)

Parmi les plantes dont les feuilles affectent la disposition distique, j'ai étudié surtout l'Aristoloche. Les exemplaires ont été cueillis en pleine végétation, et j'en ai fait de nombreuses inclusions, afin de pouvoir suivre, si c'était possible, tous les stades de développement des feuilles.

Dans ces plantes, les coupes longitudinales nous présentent en effet toutes les feuilles du sommet dans leur ordre de développement successif. Au contraire, une plante à feuilles opposées ne nous donnant en coupe longitudinale qu'un verticille sur deux, il est difficile de suivre avec une précision absolue le passage d'un stade à l'autre, surtout quand la croissance est rapide.

Avant de commencer l'étude du point végétatif, il est de toute nécessité de jeter un coup d'œil sur les rapports que présentent entre elles les différentes parties d'une tige adulte.

Morphologie externe

Dans l'*Aristolochia Clematitis*, les feuilles sont simples, sans stipules, pétiolées. Le limbe est entier, cordiforme par suite de la présence de deux oreillettes vers sa base au-dessous du point d'insertion des nervures (fig. 41).

Lorsqu'on examine une grosse pousse d'Aristoloche (fig. 44)

Digitized by Google

vers sa base, on voit que le pétiole se prolonge inférieurement en une gaine *g* qui est concrescente avec la tige sur la longueur d'un entre-nœud, et qui l'embrasse sur une grande partie de son pourtour. A la surface de cette gaine, les côtes des nervures dessinent un certain nombre de bourrelets longitudinaux ; la dernière côte forme au bord de la gaine une sorte d'ourlet.

Dans un entre-nœud, la région opposée à la gaine est également cannelée par les côtes saillantes des faisceaux libéro-ligneux, mais

Fig. 41

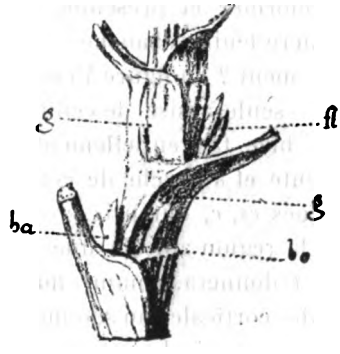


Fig. 42

Fig. 41. — *Aristolochia Clematitis.* Sommet de la tige avec groupes de fleurs axillaires.

Fig. 42. — *Aristolochia Clematitis.* Base d'une grosse pousse, dont les feuilles ont été supprimées ; *g*, base foliaire en forme de gaine ; *bo*, bourrelets marquant la séparation des entre-nœuds ; *fl*, groupe de fleurs ; *ba*, bourgeons axillaires foliaires.

cette région ne se prolonge pas directement avec la gaine de la feuille qui est située au-dessus d'elle : il se produit à la hauteur de chaque nœud un bourrelet circulaire *bo* qui marque une légère séparation entre la gaine d'une feuille et la région qui lui fait suite dans l'entre-nœud inférieur.

Vers le sommet de la tige, les entre-nœuds sont plus longs et bien que la décurrence des bases foliaires soit encore bien visible, (fig. 41) la partie décurrente prend moins nettement l'aspect d'une gaine ; néanmoins la conformation générale de la tige est sensiblement la même que dans le cas précédent. En tous cas on se rend

Digitized by Google

compte par un simple examen de la fig. 42, qu'une partie des faisceaux d'une feuille donnée traversent obliquement l'entre-nœud inférieur et vont se mettre en rapport avec ceux de la région opposée, au nœud situé plus bas.

Cette constatation nous servira à éclaircir quelques points de l'anatomie du sommet végétatif.

Coupe longitudinale médiane.

Lorsqu'une feuille naît au sommet d'une tige d'Aristoloche, on voit ce sommet, qui avait primitivement une forme hémisphérique, se déformer et présenter un renflement F_1 du côté opposé à la dernière feuille ébauchée F_2. Quelle est la cause première de ce renflement ? La figure 45 nous le montre. Sous un épiderme formé d'une seule assise de cellules, nous apercevons en *ct* une cellule dédoublée tangentiellement. Nous l'appellerons cellule *apicale*. A droite et à gauche de cette cellule double, les cellules corticales voisines *cs*, *c*, ont pris chacune une cloison normale, qui sépare vers la région apicale une petite cellule en forme de coin. La cellule *ct* donnera, comme nous le verrons plus loin, un groupe de cellules corticales au sommet de la feuille. Les cellules *cs* formeront le tissu cortical supérieur ; les cellules *c* produisent le tissu cortical de la face inférieure *ce*, *ci*.

En dedans du groupe formé par ces six cellules corticales, se trouvent deux grandes cellules *v*, subdivisées chacune par une cloison tangentielle : ce sont les cellules supérieures du méristème vasculaire du premier segment. Par suite des cloisonnements tangentiels dont elles sont le siège, elles repoussent en haut et en dehors les cellules corticales et épidermiques qui les recouvrent. Pour suivre ce mouvement, les éléments épidermiques et corticaux se multiplient par des cloisons normales.

Nous voyons donc se répéter ici un fait déjà constaté précédemment. Tandis que les deux assises supérieures conservent un certain caractère d'individualité et se bornent à jouer, pendant les premiers temps du développement foliaire, un rôle presque passif, l'activité de croissance a son point de départ dans les cellules situées au-dessous du méristème cortical, c'est-à-dire dans la troisième assise initiale.

Au-dessous de *v*, par exemple, en *vg*, les cellules du tissu vas-

Digitized by Google

culaire commencent à s'organiser en un méristème. Toutefois nous remarquerons que ce méristème ne présente pas l'aspect d'une bande de cellules subdivisée par de nombreuses cloisons tangentielles, comme c'était le cas dans les plantes précédemment étudiées. Il semble bien plutôt que les cellules de la région centrale de la coupe, *vg'*, soient orientées en files qui convergent vers le sommet de la feuille F_1 ; nous reviendrons tout-à-l'heure sur ce point.

Quant à la moelle, nous ne voyons encore aucune cellule que nous puissions assimiler à ces cellules médullaires si nettement différenciées dans les plantes à feuilles opposées. La moelle, en tant que tissu, n'existe pas dans ces premiers segments.

Segments foliaires du sommet

Essayons de déterminer exactement la portion de tige qui compose le segment foliaire *F1*. Vers la base, à gauche, nous voyons le bourgeon axillaire *ba3* de la feuille *F3*, qui fixe cette limite d'un côté, et si, partant des cellules apicales *ct* de la feuille F_1, nous suivons jusqu'en *S* la partie qui semble le sommet de la tige, nous remarquerons qu'au point *S* (ou plutôt une cellule plus loin vers la droite par suite d'une erreur dans le pointillé), se produit une discordance dans les assises corticales. A gauche de *S* nous n'avions qu'une assise corticale avec quelques rares dédoublements ; à droite il semble, au premier coup d'œil, qu'il y ait plusieurs assises corticales. En réalité, nous avons, à droite de *S*, un autre segment foliaire, celui de la future feuille, qui doit naître après la feuille *F1*.

Dans le segment foliaire, la différenciation est très peu avancée : cela se comprend. C'est là que nous trouverons les initiales. L'assise initiale épidermique *ié*, ainsi que l'assise corticale *ic* y sont encore simples. La troisième assise *iv* y est dédoublée, ce qui nous indique que l'origine du cloisonnement qui donne naissance à une feuille, doit être, ici encore, recherchée dans la troisième assise initiale.

Le point végétatif, après s'être trouvé placé en *F1*, est donc maintenant dans les cellules initiales du segment.

De même lorsque la feuille aura ébauché son développement, les cellules initiales placées en *S* donneront naissance à un nouveau segment foliaire. A chaque naissance foliaire s'opère ainsi un

Digitized by Google

déplacement du point végétatif dans le plan de symétrie des feuilles.

2° *feuille*. — La seconde feuille, *F2*, qui est en réalité la troisième en tenant compte du segment foliaire, est déjà nettement ébauchée. La coupe de la fig. 43, nous montre en *F2* sa section longitudinale, qui passe par la nervure médiane.

Examinons un peu en détail la coupe longitudinale de cette

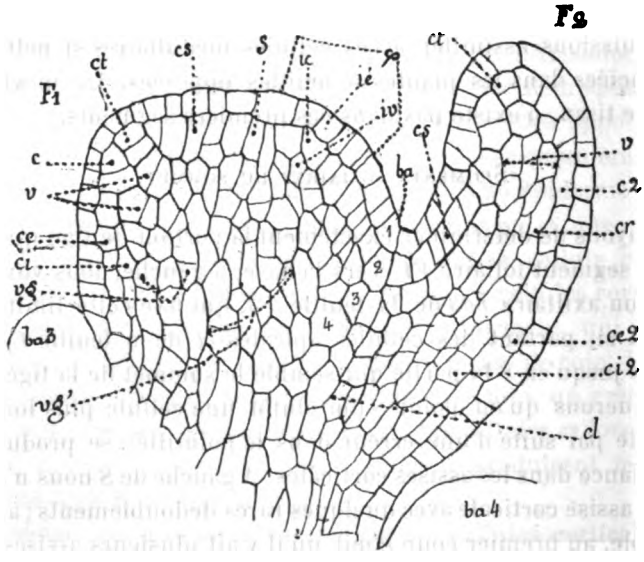


Fig. 43. — *Aristolochia Clematitis*. Sommet et feuilles terminales. — *F1*, *F2*, premières feuilles : *ie*, *ic*, *iv*, initiales épidermique, corticale et vasculaire ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *ce*, *ci*, zones corticales externe et interne ; *v*, *v'*, méristème vasculaire ; *vg*, *vg'*, méristème vasculaire de la base foliaire engaînante ; *ba*, *ba3*, *ba4*, bourgeons axillaires ; *cr*, zone d'accroissement intercalaire maximum.

feuille. L'épiderme est simple sur tout le pourtour. Il est doublé d'un méristème cortical unisérié sur la face supérieure *cs*, dédoublé à la face inférieure, en *ce2*, *ci2*, et terminé au sommet par un groupe de cellules provenant du développement de cellules analogues à *ct* de la feuille *F1*. Entre les deux faces du méristème cortical *cs*, *c2* se trouve le méristème vasculaire *v*, dont les éléments allongés sont déjà bien visibles sur cette coupe, qui passe par le faisceau médian de la feuille. C'est le cloisonnement transversal de ces cellules vasculaires qui, en augmentant la longueur de la feuille,

Digitized by Google

a soulevé le groupe de cellules apicales *ct* pour les porter jusqu'au sommet de la nervure. Le maximum d'intensité de ces cloisonnements, qui s'accompagnent de cloisonnements correspondants dans les régions corticales et épidermiques, est placée à la base de la feuille, en *cr*.

Coupe transversale d'une jeune feuille

L'étude que nous venons de faire de la coupe longitudinale sera utilement complétée par celle de la coupe transversale (fig. 56). Il s'agit ici, comme nous l'avons dit plus haut, d'une très jeune feuille, comparable à *F3*, fig. 43.

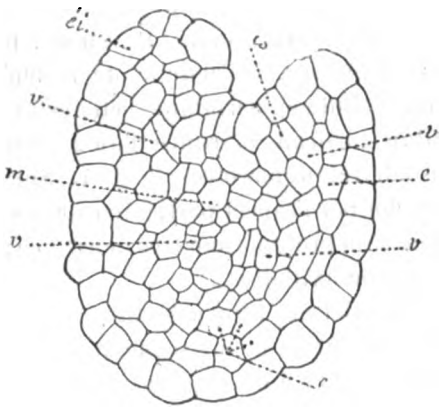


Fig. 44. — *Aristolochia Clematitis*. Coupe transversale d'une très jeune feuille; *cs*, tissu cortical supérieur; *c*, tissu cortical inférieur; *m*, moelle foliaire; *b*, bois; *l*, liber.

Sous l'épiderme, qui est simple, le méristème cortical se dédouble au dos de la feuille, en *c*, mais reste simple dans les ailes du limbe. La nervure médiane, seule différenciée, se compose d'un faisceau libéro-ligneux dans lequel les éléments ligneux présentent déjà une forme distincte; ils sont bordés supérieurement par deux grandes cellules médullaires (*m*). Les deux parties latérales du limbe sont très peu développées encore : elles se composent d'un prolongement des assises épidermiques et corticales entre lesquelles s'intercale une assise du méristème vasculaire *v*, formant comme un diverticule de la nervure médiane.

Cette structure se rapporte exactement aux types que nous avons étudiés précédemment: nous ne nous y arrêterons donc pas davantage.

Bourgeon axillaire

Un segment foliaire comprend, comme je l'ai dit plus haut, outre la feuille, toutes les productions qui naissent à son aisselle. Ces productions consistent en bourgeons foliaires ou florifères: ils

Digitized by Google

se développent plus ou moins précocement suivant l'espèce de la plante, ou, dans la même espèce, suivant les conditions de croissance. Dans l'*Aristolochia Clematitis*, on trouve à l'aisselle de chaque feuille, surtout vers le sommet, un grand nombre de bourgeons florifères (*fl*, fig. 42). Sur certaines tiges, ou dans les portions âgées, on rencontre des bourgeons foliaires, insérés côte à côte, en grand nombre, sur un ou plusieurs rangs, en direction perpendiculaire au plan de symétrie de la feuille (fig. 44, *ba*).

Qu'ils soient destinés à produire des feuilles ou des fleurs, ces bourgeons axillaires ont tous une origine commune, pour un segment foliaire donné. Revenons, par exemple, à la figure 43, nous trouvons, à l'aisselle de la feuille *F2* un ensemble formé d'une cellule épidermique (cette cellule est marquée d'un 1), d'une cellule corticale, marquée d'un 2, et de deux cellules de méristème vasculaire, numérotées 3 et 4. Sur la coupe, cet ensemble se détache par l'aspect particulier de ses cellules complètement remplies d'un protoplasme très dense : ce groupe constitue l'origine du bourgeon axillaire.

Au sujet des rapports entre ce bourgeon axillaire et la feuille appartenant au même segment on peut retrouver ici une disposition analogue à celle qui a été signalée plus haut pour le Chèvrefeuille. Immédiatement à droite de ces cellules du bourgeon, nous voyons (fig. 43) partir, du sommet même de l'angle formé par la feuille F_2 et le segment foliaire, une file de cloisons allant jusqu'en *cl*. L'effet de ce cloisonnement, et de ceux qui le suivront dans le même sens, sera de séparer de plus en plus le bourgeon axillaire *ba* de la feuille F_2 et à un certain moment, ces deux parties du même segment foliaire pourront paraître tout à fait indépendantes l'une de l'autre, à cause de la distance qui pourra les séparer. Ici encore l'examen des coupes longitudinales, nous renseigne, mieux que ne saurait le faire la meilleure coupe transversale, sur la valeur respective et sur l'origine de ces parties de la plante, dont le devenir sera si différent. Que l'on veuille bien se représenter par la pensée une coupe transversale passant par la plus grande des cellules du méristème vasculaire de ce bourgeon, cellule marquée d'un 4. Quel anatomiste voudra reconnaître l'une des cellules originelles du bourgeon axillaire dans cette cellule placée au centre de sa coupe ?

Digitized by Google

Autre coupe. — La coupe de la fig. 45 est voisine de la précédente: elle occupe le numéro suivant dans la même série.

Dans le segment foliaire, les initiales se recouvrent avec une régularité parfaite; la troisième n'est pas encore dédoublée. Ce segment est limité à gauche par une file continue de cloisons abou-

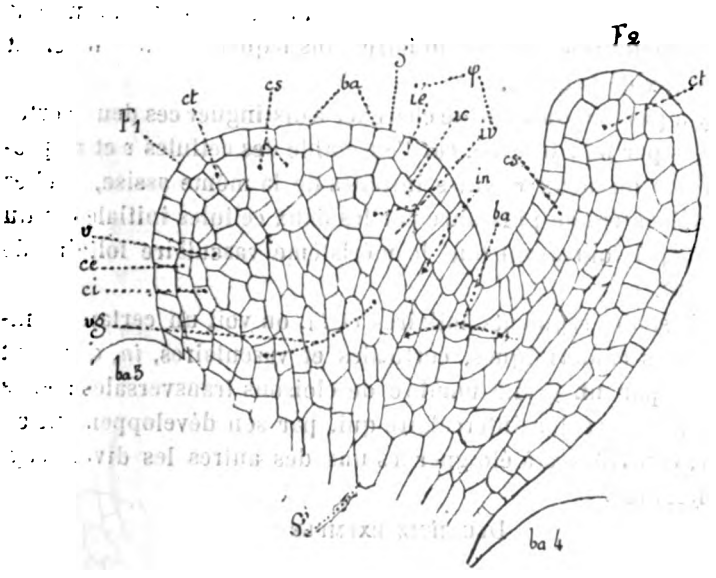


Fig. 45. — *Aristolochia Clematitis.* Coupe voisine de celle décrite fig. 55. Mêmes lettres.

tissant au point S vers le haut, et au point S' vers le bas ; ces cloisons SS' forment une séparation assez nette entre le segment et le segment *F1*.

A gauche du point S, est un groupe *ba*, formé de deux files de cellules superposées, c'est le bourgeon axillaire du segment *F1* ; sa troisième assise est dédoublée.

En continuant toujours vers la gauche nous trouvons l'ébauche foliaire du segment *F1*, dans lequel les cellules terminales de l'écorce foliaire, *ct*, sont dédoublées : l'écorce supérieure *cs* est simple, l'écorce inférieure est dédoublée en *ce*, *ci*. Toutefois, nous ne remarquons pas ici, dans les deux assises formées par ce dédoublement cortical, les différences constatées dans les exemples

Digitized by Google

précédents. D'ailleurs dans cette plante, l'écorce reste longtemps homogène.

Le méristème vasculaire a différencié à sa partie supérieure un arc de cellules *v*, qui se sont allongées et recoupées par des cloisonnements transversaux : elles donneront naissance au méristème vasculaire de la feuille proprement dite. Quant au méristème vasculaire situé entre cet arc de cellules et la ligne *vg*, elles donneront le tissu vasculaire de la base foliaire dans lequel se différencieront les faisceaux de la gaine.

Il n'y a pas lieu du reste de chercher à distinguer ces deux sortes de cellules par leur origine, car l'ensemble des cellules *v* et *vg* provient d'une ou deux cellules initiales de la même assise, et elles sont représentées en puissance par les deux cellules initiales *iv* du segment, qui fourniront tout le méristème vasculaire foliaire de ce segment.

A la base des segments foliaires et F_1, on voit un certain nombre d'assises épidermiques, corticales et vasculaires, *in*, qui sont traversées par un grand nombre de cloisons transversales : elles forment là une région intercalaire qui, par son développement en hauteur, contribuera à éloigner les uns des autres les divers segments foliaires.

Deuxième exemple

La structure dont je viens d'indiquer les principaux traits se retrouve avec un caractère particulier de précision dans une coupe médiane appartenant à une autre série (fig. 88).

Pour simplifier les choses, j'ai conservé les mêmes lettres pour les différentes parties des deux premiers segments. Dans le segment, le méristème vasculaire *iv* commence à se différencier, par une cloison tangentielle ; mais il n'est encore composé que d'un groupe très restreint de cellules.

Dans la feuille *F1* nous retrouvons le dédoublement cortical *ct*, au dessous duquel les cellules *v*, de la troisième assise, commencent à former le méristème vasculaire foliaire en allongeant leurs dimensions dans la direction de *F1*, et en prenant ensuite des cloisons tangentielles. Ces cellules sont au nombre de quatre, placées côte à côte (*v*).

Au dessous de ces cellules, la différenciation du méristème vas-

Digitized by Google

culaire de la base foliaire s'établit progressivement. En *v'* sont encore des cellules analogues aux précédentes, et de là, le méristème aligne des éléments suivant deux directions divergentes, marquées par les deux branches du trait *v'*; les uns se dirigent vers le point *a*, à la limite interne du segment foliaire *F1* : ils contribueront à former, de même que les cellules *vg* de la fig. 45,

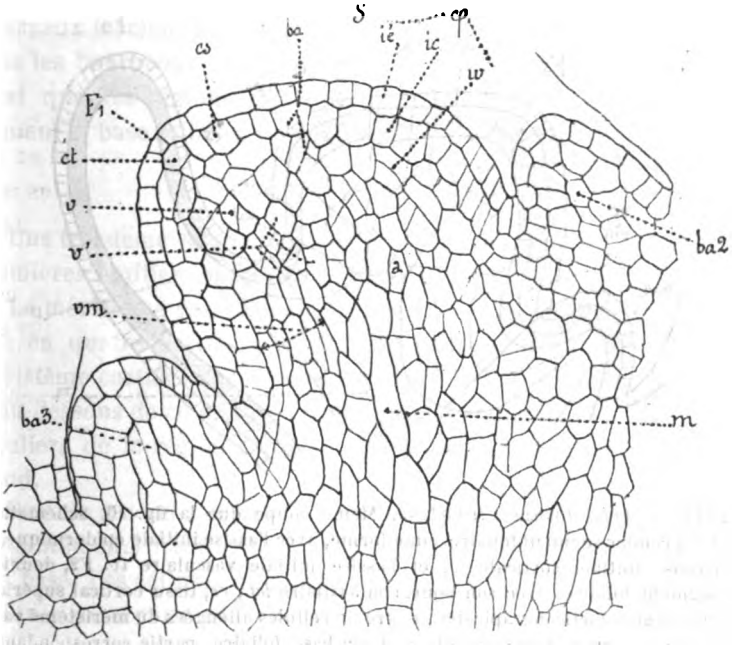


Fig. 46. — *Aristolochia Clematitis*. Second exemplaire — *S*, point végétatif; φ, premier segment foliaire, avec les initiales *ié* pour l'épiderme, *ic* pour l'écorce, *iv* (dédoublée), pour le méristème vasculaire; F_1, deuxième segment foliaire; *cs*, tissu cortical supérieur; *ct*, cellules corticales apicales; *v*, cellules initiales du méristème vasculaire foliaire; *v'*, méristème vasculaire de la base foliaire; *vm*, faisceau foliaire médian; *m*, moelle; *ba*, *ba2*, *ba3*, bourgeons axillaires. 400/1.

les faisceaux latéraux et le méristème vasculaire de la gaine; les autres se dirigent vers le bas et forment en *vm* une bande méristématique qui est la trace de la nervure médiane de la feuille *F1*.

La moelle est visible en *m* sur cet exemple : elle débute par de grandes cellules qui apparaissent comme un reliquat de la différenciation vasculaire.

Digitized by Google

Le bourgeon axillaire de la troisième feuille (*ba3*) montre ses trois assises initiales en concordance avec celles du segment foliaire F*1*.

Représentation théorique des figures précédentes

Nous pouvons maintenant essayer de fixer en un schéma (Fig. 47)

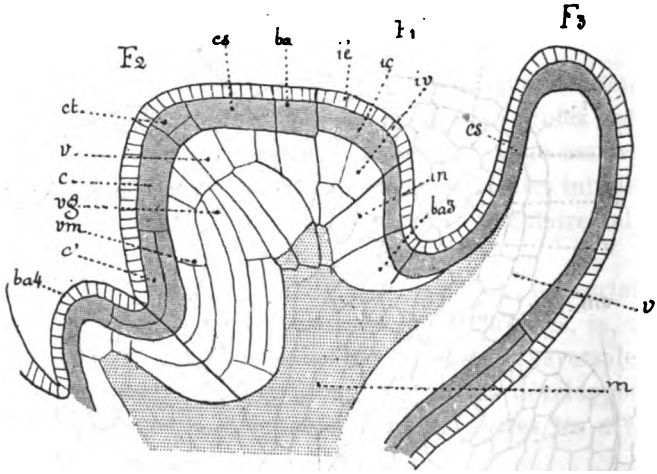


Fig. 47. — *Aristolochia Climatitis.* Même coupe que la fig. 46, schématisée. F*1*, premier segment foliaire, cunéiforme, avec l'assise initiale épidermique, *id* ; l'assise initiale corticale *ic*, et l'assise initiale vasculaire *iv*. F2, deuxième segment foliaire, avec son bourgeon axillaire *ba* ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *ct*, cellules corticales apicales, *v*, arc de cellules allongées du méristème vasculaire ; *vg*, méristème vasculaire de la base foliaire, partie correspondant au méristème de la région engainante ; *vm*, trace de la nervure médiane de la feuille F2 ; *c'*, écorce dédoublée ; *ba3*, *ba4*, bourgeons axillaires ; F3, troisième feuille ; *m*, moelle ; *in*, région d'accroissement internodal.

les données que nous ont fournies les coupes du sommet végétatif de l'Aristoloche.

Chacun des segments foliaires a d'abord une section longitudinale cunéiforme. Le premier F*1*, au stade considéré, est uniquement composé de trois assises initiales, dont la troisième *iv*, origine du méristème vasculaire, peut déjà présenter quelques cloisonnements tangentiels.

Le second segment F*2*, comprend une feuille et un bourgeon axillaire *ba2*. Dans ce bourgeon, les trois assises initiales sont

Digitized by Google

représentées. Dans la feuille F2, l'écorce montre son dédoublement apical *ct*, et inférieur *c'*. Le méristème vasculaire s'accroît au moyen des cellules *v* disposées en un arc terminal. A sa partie inférieure, à cause de la disposition engainante de la base foliaire, on y distingue deux parties : l'une, *vm*, prolonge la nervure médiane; l'autre *vg* contribue à fournir les faisceaux latéraux de la gaine. Au centre de la région vasculaire, les cellules non différenciées en vaisseaux forment la moelle *m*, qui se continue dans les feuilles et dans les bourgeons axillaires. L'ensemble des cellules *vg*, *vm*, *m*, ainsi que les régions corticale et épidermique correspondantes forment la base foliaire, ou partie cohérente du segment foliaire.

Feuille plus développée.

Une troisième série nous fournira une coupe dans laquelle les premières feuilles sont un peu plus développées (fig. 50).

Le méristème vasculaire *iv* du premier segment est déjà subdivisé en quatre assises par des cloisonnements tangentiels; son méristème cortical commence à se dédoubler inférieurement en *c*, et au-dessous de ce point *c*, on voit les cloisonnements transversaux réguliers de la région *in*, qui accroissent la longueur de l'entre-nœud.

Dans le second segment F2, le méristème cortical présente ses dédoublements habituels en *ct* à l'extrémité de la feuille, et en *c'*, à sa base. Les cellules du méristème vasculaire s'allongent dans la région *v* et repoussent en haut les cellules corticales et épidermiques, formant ainsi à l'extérieur le premier mamelon foliaire. A partir de *v'*, nous ne voyons pas ici les files d'éléments vasculaires analogues aux cellules *vg* des coupes précédentes : cela tient à ce que, la coupe étant médiane, et d'autre part, la section transversale du sommet étant plus grande, les éléments vasculaires des régions latérales de la base foliaire ne sont pas rencontrées par la coupe. En revanche, la nervure médiane *vm* se laisse nettement distinguer et comme la coupe passe en dehors du bourgeon axillaire, il est possible de le suivre jusqu'au bas de la figure en *vm'*.

En outre, et toujours pour la même raison, nous pouvons reconnaître la moelle *m* jusqu'à la base du premier segment foliaire *F1* : elle accompagne sur toute sa longueur le méristème vasculaire *vm*, et nous la suivons vers le haut jusqu'au-dessous des cellules *v'*.

Digitized by Google

Dans la feuille *F3*, la coupe passe un peu en dehors de la nervure ; mais le bourgeon axillaire de cette feuille montre la différenciation naissante de son méristème vasculaire *vba*.

Résumé. — Dans l'Aristoloche, nous avons encore trouvé deux assises supérieures indépendantes ; l'une pour le méristème épidermique, l'autre pour le méristème cortical. Ces deux assises sont toujours simples au sommet. La croissance, qui se manifeste uniquement, au début, par la production de feuilles nouvelles, se localise surtout dans le méristème vasculaire.

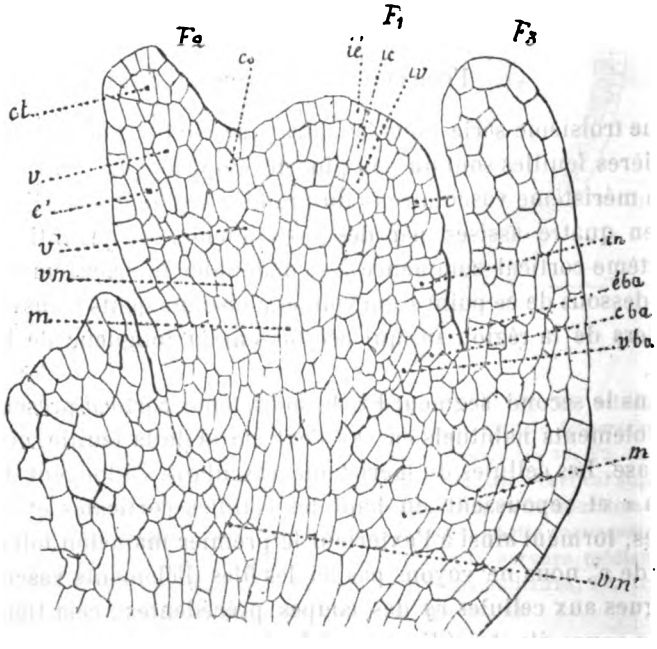


Fig. 48. — *Aristolochia Clematitis*. F_1, F_2, F_3, premières feuilles ; *ié*, *ic*, *iv*, initiales ; *v*, *v'*, méristème vasculaire de la 2e feuille ; *vm*, sa nervure médiane ; *m*, moelle ; *in*, région d'accroissement intercalaire ; *é,ba*, épiderme ; *cba*, écorce ; *vba*, méristème vasculaire d'un bourgeon. 300/1.

Ce méristème se différencie en deux régions : l'une, supérieure, forme sur la coupe longitudinale une rangée de cellules qui donneront le méristème vasculaire de la feuille et du pétiole ; l'autre, inférieure, donne la base foliaire : l'orientation des cellules en files obliques dans la région marquée *vg* permet de reconnaître, dès

Digitized by Google

l'origine, sur des coupes tangentielles, le début de la structure de la gaîne concrescente (*g*, fig. 42). Elle est en rapport avec l'intrication des traces foliaires successives, comme nous le verrons plus loin.

La moelle n'a pas d'initiales propres : elle apparaît comme un résidu de la différenciation vasculaire.

ARISTOLOCHIA SIPHO L'Hérit. (Aristoloche Siphon).

Dans cette espèce, la ramification de la tige est entièrement subordonnée à la forme et à la direction de la feuille : en un mot elle est sympodique. Le pétiole de chaque feuille est dans le prolongement de la portion de tige située dans l'entre-nœud inférieur

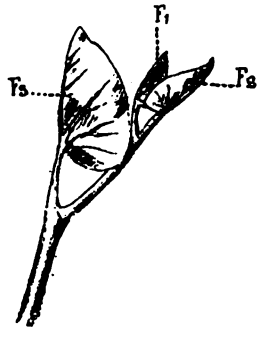


Fig. 49

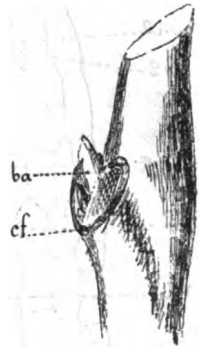


Fig. 50

Fig. 49. — *Aristolochia Sipho*. Extrémité de la plante, avec trois feuilles en ramification sympodique. (1/1).

Fig. 50. — *Aristolochia Sipho*. Portion de tige, au début de la végétation, avec bourgeons axillaires *ba*, insérés en série longitudinale sur une cicatrice foliaire *cf* en forme d'écusson. (5/1).

(fig. 49). Mais la décurrence foliaire est moins accusée que dans l'Aristoloche Clematitis : elle s'indique à chaque nœud par la présence d'un bourrelet latéral qu'on voit au-dessous de *cf*, fig. 50, et qui s'atténue rapidement.

Point végétatif

Naturellement, nous devons nous attendre à voir le point végétatif en rapport avec cette disposition des feuilles. Celui qui est

Digitized by Google

représenté fig. 51 nous montre la feuille F2 dans le prolongement exact de l'entre-nœud inférieur *in*. Cette feuille a son écorce inférieure *c2* dédoublée en *c'2* ; son écorce supérieure *cs* est encore simple. Le méristème vasculaire *v 2* se différencie progressivement et augmente régulièrement d'épaisseur vers le bas du segment foliaire *vg* : à ce niveau il s'avance assez loin vers le centre de la section et est bordé de ce côté par de grandes cellules *m*, qui donneront la moelle *mo*.

La feuille qui doit se développer après *F2* commence à s'indi-

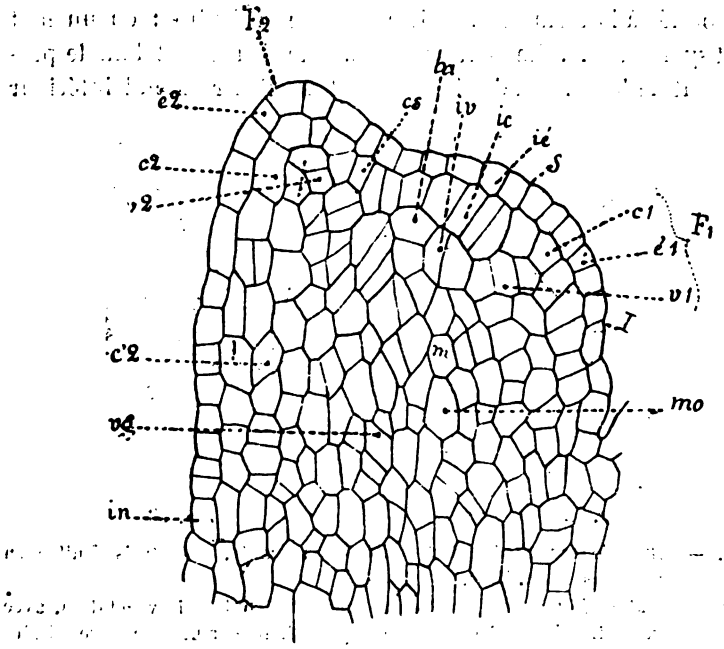


Fig. 51. — *Aristolochia Sipho*. Point végétatif. *S*, sommet, avec les trois initiales *ié*, *ic*, *iv*. — *F1*, premier segment foliaire : *é1*, méristème épidermique ; *c1*, méristème cortical ; *v1*, méristème vasculaire ; *m*, moelle. *F2*, second segment foliaire ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *c2*, tissu cortical inférieur ; *c'2*, écorce dédoublée ; *v2*, sommet du méristème vasculaire ; *vg*, base du méristème vasculaire foliaire ; *mo* moelle ; *in*, tissus provenant de l'allongement de la base foliaire. (400/1).

quer par un massif de cellules *F1*, dans lequel on peut déjà distinguer les initiales de l'épiderme *é1*, de l'écorce *b 1* et du méristème vasculaire *v 1*, mais l'orientation générale des éléments de ce segment foliaire est toute différente de celle du segment *F2*. Ce

Digitized by Google

premier segment est cunéiforme ; sa surface épidermique s'étend de *S* en I et l'ensemble des cellules qui le composent est compris dans l'angle *S m I*, dont le sommet est une cellule médullaire marquée d'un *m*. On voit ainsi que ce segment croît dans la direction *mF1*, de sorte que ses cloisons longitudinales sont dirigées pour ainsi dire dans le prolongement des cloisons transversales du segment *F2*. Le cloisonnement des cellules de méristème vasculaire *v 1* a soulevé légèrement les assises corticales et épidermique et a arrondi le sommet dans la direction de F_1.

A gauche de ce premier segment, on rencontre trois grandes cellules superposées, *ié*, *ic*, *iv*. Ce sont les cellules initiales, d'où proviendront les futurs segments foliaires.

Bourgeons axillaires

Les bourgeons axillaires de l'*Aristolochia Sipho* présentent une disposition toute différente de celle qu'on rencontre dans l'*Aristolochia Clematitis*. Elle a déjà été signalée dans plusieurs travaux, notamment par Russell [46]. Au lieu d'être placés sur un ou plusieurs rangs, côte à côte, comme dans l'*A. Clematitis*, ils sont rangées en séries longitudinales sur une saillie en forme d'écusson, qui se trouve protégée par la base du pétiole (Fig. 50, *ba*).

Dans ce cas, comment se présente le bourgeon axillaire sur les coupes longitudinales? Nous pouvons nous en faire une idée en examinant la fig. 54. Les deux aisselles foliaires *ba 3*, *ba 4* ne montrent encore aucune trace de bourgeon. Dans la cinquième l'aisselle foliaire se prolonge en une sorte de fente au dessus de laquelle le pétiole présente un renflement. Enfin en *ba 6* nous trouvons sur le côté de la tige une saillie de forme particulière, aplatie extérieurement et présentant une pointe à sa partie supérieure: c'est là que naîtront les bourgeons axillaires.

Cette saillie, *ba 6*, à laquelle on peut donner le nom de *surface gemmaire*, ne présente pas encore de bourgeon. Dans des nœuds plus âgés, nous la trouverions à un état de développement plus avancé et sa structure nous apparaîtrait avec plus de précision.

Ainsi dès la septième feuille de l'Aristoloche de la fig. 52, la région axillaire est composée de deux parties (fig. 53). : la partie supérieure, *a*, produit des bourgeons qui se développent dans le courant de l'année. Le plan de symétrie de leurs feuilles est le même que

Digitized by Google

celui de l'axe principal, tandis que dans l'*Aristolochia Clematitis*, le plan de symétrie du bourgeon et celui de la plante qui les porte sont perpendiculaires l'un à l'autre.

Au dessous de la partie *a*, fig. 53, se voit une surface *b* à sommet arrondi et ondulé. C'est là que naîtront les bourgeons qui se développeront l'année suivante. Dans la tige jeune, cette partie *b* présente en coupe longitudinale l'aspect d'un sommet végétatif, avec

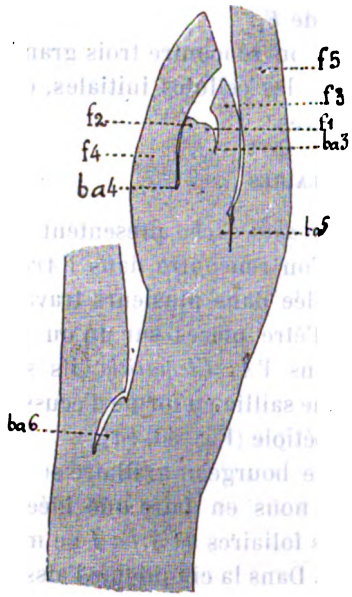


Fig. 52. — *Aristolochia Sipho.* Sommet de la plante, montrant les bourgeons axillaires *ba3*, *ba4*, *ba5*, *ba6*, abrités par la base du pétiole.

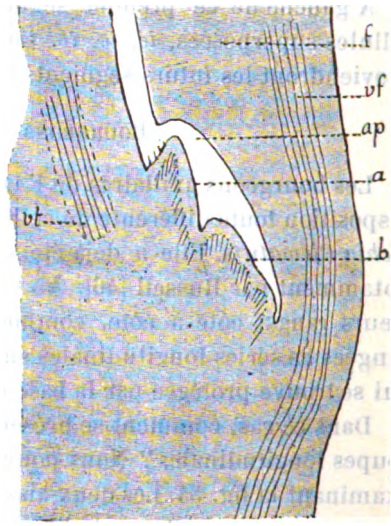


Fig. 53. — *Aristolochia Sipho.* Bourgeon axillaire avec l'abri pétiolaire *ap a*, partie sur laquelle naîtront les bourgeons de l'année ; *b*, partie formant un point végétatif latent, sur lequel naîtront les bourgeons destinés à se développer l'année suivante ; *vt*, méristème vasculaire du segment foliaire supérieur, au point où il se bifurque ; *vf*, méristème vasculaire du segment inférieur. 70/1.

trois assises initiales. Sur certains points, le méristème vasculaire commence à accuser ses cloisonnements : il en résulte dans l'exemple considéré (fig. 53) trois légers bombements dans cette région. Ces trois saillies du méristème vasculaire seront l'origine

Digitized by Google

des trois premiers bourgeons à naître sur la surface gemmaire *b*. Nous voyons aussi le méristème vasculaire *vt* du segment foliaire supérieur s'arrêter au niveau de la région axillaire *a*. Il forme à cet endroit une boutonnière par laquelle communiquent les régions médullaires de la partie centrale, des bourgeons et de la feuille.

Résumé. — La structure de l'*Aristolochia Sipho* se rapproche beaucoup de celle de l'*A. Clematitis*. La ramification sympodique y est seulement beaucoup plus accentuée. En outre les bourgeons axillaires des deux plantes se développent suivant des modes tout à fait différents. Un phénomène caractéristique présenté par l'*A. Sipho*, consiste dans la présence, à l'aisselle foliaire, d'une sorte de point végétatif latent, recouvert par la base pétiolaire et portant les bourgeons de l'année suivante.

ULMUS CAMPESTRIS L. (Orme champêtre).

Comme exemple d'arbre à feuilles distiques, je citerai l'Orme (*Ulmus campestris*). Celui qui est figuré ici (fig. 54) provient d'un semis recueilli en pleine végétation.

Le point végétatif est complètement rejeté sur le côté, par suite du développement rapide de la feuille *F 2*. On voit en *ié*, *ic*, *iv*, les trois initiales de la feuille F *1*. Elles donnent naissance aux régions épidermique (*ié*), corticale (*ic*) et vasculaire (*iv*), suivant le mode que nous avons rencontré jusqu'ici, c'est-à-dire que l'épiderme reste simple; l'écorce se dédouble en deux zones *ce*, *ci* dans la partie qui deviendra la face inférieure de la feuille; les initiales *iv* donnent très rapidement une bande de méristème vasculaire à cellules allongées *v*, correspondant ici à la nervure médiane de la feuille.

La bande méristématique vasculaire est bordée intérieurement par une, puis deux assises *pm*, formées de cellules moins longues que les cellules vasculaires, mais moins larges cependant que les cellules médullaires voisines *m*, dont elles sont séparées ici par une cloison assez épaisse. Ces cellules *pm* forment une différenciation précise de la zone périmédullaire.

La moelle se différencie de bonne heure. On la suit vers le haut du premier segment foliaire jusqu'à une cellule dans laquelle est la lettre *m*.

Digitized by Google

Quant aux initiales de la tige, il faut les rechercher au dessus du segment foliaire F_1 : elles ne peuvent donc se trouver qu'au point S, et s'étendent de ce point jusqu'à la cellule située au dessus de la cellule médullaire *m*.

Nous voyons encore ici qu'une coupe transversale menée à la hauteur de *iv* par exemple, ne nous serait d'aucune utilité pour la

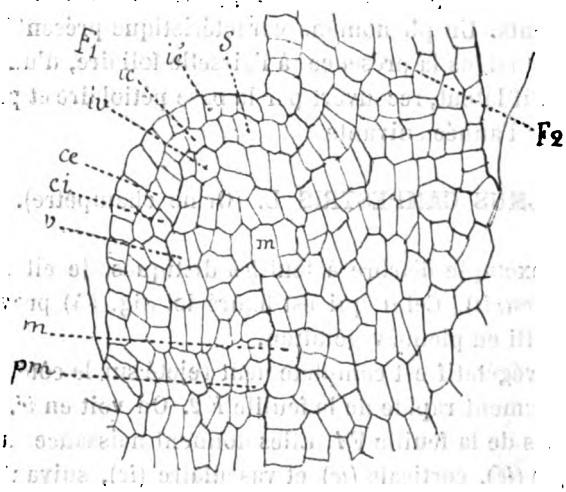


Fig. 54. — *Ulmus campestris*. Sommet de la tige. *S*, point végétatif, dont les initiales sont superposées de *S* jusqu'en *m* ; *F1*, premier segment foliaire ; *ié*, méristème épidermique ; *ic*, méristème cortical ; *iv*, méristème vasculaire ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, zone corticale interne ; *m*, moelle ; *pm*, zone périmédullaire. *F2*, pétiole de la seconde feuille.

délimitation des régions et nous exposerait même à prendre pour des cellules médullaires les initiales de la tige.

En résumé, l'Orme, à cause de la disposition distique de ses feuilles, présente comme l'Aristoloche un point végétatif rejeté sur le côté ; mais les rapports entre les cellules initiales et les diverses régions du premier segment foliaire sont les mêmes que dans les plantes précédemment décrites.

Digitized by Google

AMPELOPSIS HEDERACEA Michx. (Vigne-vierge).

Morphologie externe.

Lorsqu'on examine l'extrémité d'une branche de Vigne-vierge en cours de végétation, on remarque que chaque feuille est incluse dans deux grandes stipules qui l'enveloppent complètement. Peu à peu la croissance des stipules s'arrête et la feuille fait saillie au dehors (fig. 55), montrant ses cinq folioles groupées au sommet d'un pétiole commun, et insérées à des niveaux différents, mais très rapprochés. En opposition avec la feuille se trouve souvent une vrille (*vr*).

Les feuilles étant distiques, une coupe longitudinale qui passe par le plan médian de la feuille contiendra le plan médian de la tige et montrera les différentes feuilles du sommet étagées respectivement à droite et à gauche de la coupe, dans l'ordre de leur apparition. C'est ce que représente la fig. 56. Près du sommet S, la prochaine feuille naîtra dans la région ; elle n'est encore indiquée que par quelques cloisonnements. Le premier segment foliaire F*1* se présente sous la forme de deux saillies arrondies, dont l'infé-

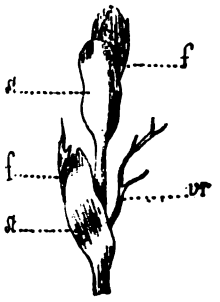


Fig. 55. — *Ampelopsis hederacea.* — Extrémité de la plante, montrant trois feuilles *f* enveloppées dans leurs stipules *st*; *vr*, vrille.

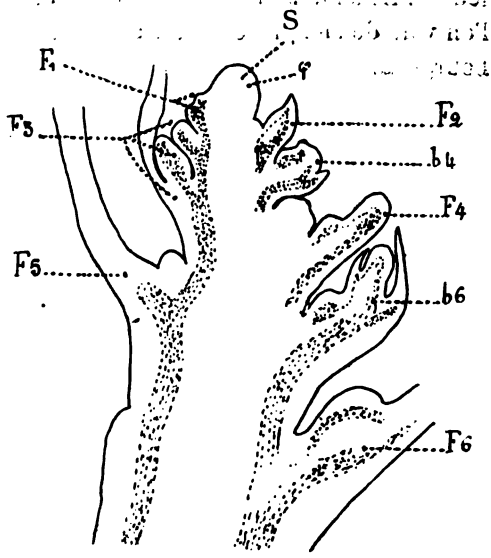


Fig. 56. — *Ampelopsis hederacea.* — *S*, Sommet de la plante; φ, point où naîtra la prochaine feuille ; F_1, F_2, F_3 .. F_6, feuilles successives; *b4*, *b6*, bourgeons axillaires. 40/1.

Digitized by Google

rieure est la plus importante : ces deux saillies sont celles du bourgeon axillaire et de la feuille. Dans le segment suivant F 2, la feuille a déjà pris plus d'importance et forme une oreillette au-dessus de laquelle se trouve le bourgeon axillaire, peu développé.

Dans le troisième segment F 3, trois parties sont visibles. Ce sont de haut en bas : le bourgeon axillaire, la feuille et une partie de la stipule qui s'est trouvée intéressée par la coupe.

Le segment suivant F 4 est déjà beaucoup plus développé, et montre la feuille F 4, avec son renflement pétiolaire à la base. Au-dessus de cette feuille sont étagés deux bourgeons axillaires, dont l'un *b 4* est en voie de développement.

Pour l'intelligence des figures qui suivront, il est à remarquer que le plan médian des bourgeons est perpendiculaire à celui de la feuille. Ainsi dans les bourgeons *b 4* et *b 6*, les deux oreillettes que l'on voit de chaque côté du sommet sont les stipules latérales du bourgeon.

(A suivre).

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

Digitized by Google

ANATOMIE de la « GALLE EN CAPSULE »

DE L'*EUPHORBIA CYPARISSIAS* L.

par M. C. HOUARD.

Dans un précédent travail (1), je me suis occupé de la morphologie et de l'anatomie des cécidies en forme de bouteille ou de corne que les larves rouges du *Perrisia capsulæ* Kieff. engendrent aux dépens des involucres des tiges florifères de quelques Euphorbes.

Ces mêmes larves peuvent produire, à l'extrémité des pousses feuillées de l'*Euphorbia Cyparissias* (fig. 1), de fort jolies galles verdâtres, glabres, de forme élancée à peu près cylindrique, de 10 à 15 millimètres de longueur sur 3 à 5 millimètres de diamètre transversal (2). Dans sa région supérieure, le corps de la cécidie se rétrécit brusquement pour se terminer par un prolongement obtus, souvent lobé plusieurs fois et assez irrégulier de forme. Chaque galle est enveloppée par les feuilles terminales des pousses (fig. 2) qui deviennent jaunâtres et dont la taille reste inférieure à celle des feuilles plus éloignées.

L'aspect extérieur de la cécidie permet de prévoir qu'un assez grand nombre de feuilles hypertrophiées prennent part à sa constitution. Très souvent, en effet, les échantillons recueillis se présentent semblables à celui que j'ai dessiné dans la figure 6 (E_3), c'est à-dire portant latéralement plusieurs feuilles soudées sur une assez grande longueur avec la paroi cylindrique de la galle. Du reste, les côtes longitudinales en nombre variable qu'offrent toujours les galles mettent aussi en évidence le rôle des feuilles. Assez souvent, la cécidie a un aspect court et trapu (E_4, fig. 4).

(1) C. Houard : *Sur l'anatomie de la galle de l'involucre des Euphorbes* (Rev. gén. bot., Paris, t. 18, 1906, p. 67-81, 30 fig.).

(2) On rencontre aussi très souvent ces galles à l'extrémité des pousses feuillées situées sous l'ombelle ou parfois même dans l'ombelle.

Digitized by Google

Si l'on fend longitudinalement une cécidie en capsule, on s'aperçoit que la cavité interne est spacieuse, mais irrégulière (L, fig. 3), et en communication avec l'extérieur par un étroit canal plus ou moins obstrué situé entre les lobes irréguliers de la pointe supérieure. Cette cavité contient les nombreuses larves, d'un rouge

Fig 1. — Pousse d'*Euphorbia Cyparissias* portant à l'extrémité des rameaux feuillés quatre galles de *Perrisia capsulæ*; les deux cécidies situées sur les rameaux de gauche ont été dégagées des feuilles qui les cachaient en partie.

orangé, du *Perrisia capsulæ* qui y vivent en société (1) et se métamorphosent en terre après avoir quitté la cécidie vers le milieu du mois du juin par l'extrémité apicale desséchée.

(1) F. Löw a compté jusqu'à 47 larves dans une seule galle en capsule.

Digitized by Google

J'ai rencontré pour la première fois cette intéressante cécidie le 4 juin 1904 au pont de Bourgogne, dans la forêt de Fontainebleau ; le 15 septembre de la même année je fus assez heureux pour trouver encore, sur le vieux pont de Thomery, deux exemplaires presque desséchés de la même galle. Dans l'un d'eux, les feuilles

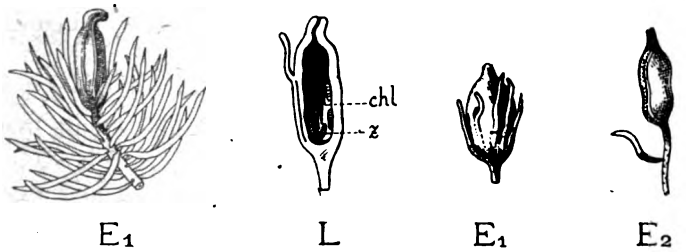


Fig. 2 (E_1). — Aspect d'une cécidie de forme cylindrique enveloppée par de nombreuses feuilles raccourcies (gr. 1).
Fig. 3 (L) — Coupe longitudinale de la cécidie précédente : *chl*, chambre larvaire contenant plusieurs larves z (gr. 1,5).
Fig. 4 (E_1). — Cécidie fusiforme montrant les feuilles qui adhèrent en partie à sa paroi (gr. 1).
Fig. 5 (E_2). — Aspect d'une cécidie âgée, à paroi fortement sclérifiée (gr. 1).

séchées de la pousse s'étaient inclinées vers la terre et avaient complètement dégagé la galle qui montrait une surface lisse brunâtre sur laquelle les carènes longitudinales faisaient fortement saillie ; l'autre échantillon (E_2, fig. 5) était plus sec encore et porté par une tige ayant perdu presque toutes ses feuilles.

Historique. — C'est Hermann Löw (1) qui, le premier, en 1851, a signalé cette galle sur l'*Euphorbia Cyparissias* et donné une bonne description de son aspect extérieur. En 1876, Bergenstamm et P. Löw dans leur Synopsis (2) la rapportent par erreur à l'action du *Cecidomyia euphorbiæ* ; les renseignements concernant cette cécidie ne sont pas plus exacts dans la thèse de Karsch (3) publiée l'année suivante et qui constitue une sorte de supplément à l'ouvrage des auteurs précédents. La meilleure description de la

(1) H. Löw : *Zur Kenntniss der Gallmücken* (Linnæa Ent., Berlin, t 5, 1851, p. 378-379).
(2). J. E. von Bergenstamm et P. Löw : *Synopsis Cecidomyidarum* (Wien, Verh. z. b. Ges, t. 26, 1876, p. 41, n° 175.
(3) F. Karsch : *Revision der Gallmücken* (Dissertation, Münster, 1877, 58 p., 1 pl.).

Digitized by Google

cécidie a été donnée en 1885 par Mik (1) qui en a figuré l'aspect extérieur et la section transversale d'après des échantillons provenant de Hammern, en Autriche. L'auteur viennois a bien observé les larves contenues à l'intérieur de la grande cavité, mais il se demande si ces larves ne se nourriraient pas d'Ériophyides ou d'Aphidiens, véritables producteurs de la cécidie. Pour Franz Löw (2), c'est bien une galle de Cécidomyie, car on y rencontre des larves jusqu'au milieu du mois de juin.

A l'occasion de l'article de Mik, le célèbre cécidologue Schlechtendal (3) fait remarquer qu'il a récolté la cécidie depuis 1870 aux environs de Halle-a.-Saale.

Une assez grande confusion règne dans les écrits des auteurs à partir de ce moment, la plupart d'entre eux (4) identifiant le producteur de la galle en capsule avec le *Dasyneura Löwi* trouvé par Mik (5) dans les cécidies hémisphériques des bractées des inflorescences de l'*Euphorbia Gerardiana* Jacq.

Enfin, quelques renseignements anatomiques ou descriptifs complémentaires sont contenus dans les mémoires de Hieronymus (6) (échantillons récoltés en Silésie, en Saxe et dans le Harz) et de Szépligeti (7).

Une cécidie de forme et de dimensions identiques a été signalée sur l'*Euphorbia Esula* L., aux environs de Ferrare, par le profes-

(1) J. Mik : *Ueber Zoocecidien auf* Taxus baccata *L. und* Euphorbia Cyparissias *L.* (Wiener ent. Ztg , t. 4, 1885, p. 66, pl. 1, 4). — Mik complète plus tard l'histoire de la galle en capsule dans ses *Dipterologische Miscellen. XVII* (Wiener ent. Ztg., t. 10, 1891, p. 1-2).

(2) F. Löw : *Beiträge zur Naturgeschichte der gallenerzeugenden Cecidomyiden* (Wien, Verh. z. b. Ges., t. 35, 1885, p. 502-503).

(3) D. von Schlechtendal : *Ueber Zoocecidien auf* Taxus *und* Euphorbia Wiener ent. Ztg., t. 5, 1886, p. 61).

(4) E. H. Rübsaamen : *Cecidomyidenstudien.* I. II. (Ent. Nachr., Berlin, t. 21, 1895, p. 262, n° 6). — J. Kieffer : Berliner ent. Zs., t. 42, 1897, p. 19 ; Metz, Bul. soc. hist. nat., 1898, p. 11. — Rectifications de Mik : Wiener ent. Ztg., t. 16, 1897, p. 292, n° 4 ; Id, t. 17, 1898, p. 64, n° 76 ; de Kieffer : Metz, Bul. soc. hist. nat., 1898, p. 64, etc.

(5) J. Mik : *Ueber ein neues Gallinsect aus Nieder-Oesterreich* (Wiener ent. Ztg., t. 1, 1882, p. 265-269, 1 fig.).

(6) G. Hieronymus : *Beiträge zur Kenntniss der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben* (Breslau, Jahresber. Ges. vaterl. Cultur, 1890, p. 132-134, n° 420).

(7) V. Szépligeti : *Adatok a magyarországi gubacsok ismeretéhez* (Termr. Füz., Budapest, t. 18, 1895, p. 217, n° 74).

Digitized by Google

seur C. Massalongo (1) en 1893; le travail de cet auteur contient en outre quelques détails anatomiques concernant la paroi gallaire dans laquelle il distingue les trois zones suivantes, de dehors en dedans : couche de collenchyme, couche scléreuse, couche nutritive. La galle du *Perrisia capsulæ* fut recueillie en Portugal par J. da Silva Tavares (2) sur l'*Euphorbia nicæensis* All.

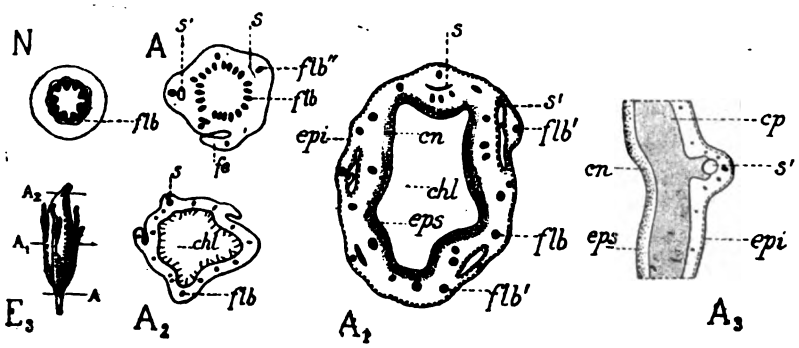


Fig. 6 (E_3). — Schéma d'une cécidie en capsule de l'*Euphorbia Cyparissias*.
Fig. 7 (N). — Coupe transversale schématique d'une pousse normale (gr. 15).
Fig. 8 (A). — Coupe transversale schématique pratiquée à la base de la galle, au niveau marqué A dans la fig. 6 (gr. 15).
Fig. 9 (A_1). — Schéma de la coupe transversale médiane de la galle en capsule (gr. 15).
Fig. 10 (A_2). — Coupe transversale schématique pratiquée vers le sommet de la galle, près de l'orifice apical (gr. 15).
Fig. 11 (A_3). — Schéma d'une partie de la coupe transversale de la paroi d'une galle âgée (gr. 15).

flb, anneau vasculaire et faisceaux libéro-ligneux; *flb'*, faisceau concentrique; *flb''*, faisceau foliaire; *cn*, *cp*, couches nourricière et protectrice; *eps*, épiderme supérieur ou interne; *epi*, épiderme inférieur ou externe; *fe*, feuille; *chl*, chambre larvaire; *s*, *s'*, sillons accompagnant les feuilles.

Anatomie de la galle en capsule. — Le rameau feuillé de l'Euphorbe Petit-Cyprès qui porte la galle en capsule reste plus court qu'à l'état normal car ses entre-nœuds supérieurs s'allongent peu

(1) C. Massalongo : *Entomocecidii nuovi o non ancora segnalati nella flora italica* (Firenze, Boll. Soc. bot. ital., 1893, p. 427-428, n° 1) ; *Le Galle nella flora italica* [*entomocecidii*] (Verona, Mem. Acc. agric., (3) t. 69, 1893, p. 249-250. n° 201).

(2) J. da Silva Tavares : *As Zoocecidias Portuguesas* (Ann. Sci Nat., Porto, t. 7, 1900, p. 101, n° 216) ; *Addenda* (Rev. Sci. Nat., Lisboa, t. 1, 1902, p. 28, n° 235.

Digitized by Google

et s'épaississent. La galle se présente ainsi avec tous les caractères d'une cécidie terminale de tige, c'est-à-dire d'une acrocécidie caulinaire.

Une section transversale du rameau, pratiquée à la base de la partie cylindrique de la galle, possède un contour assez irrégulier (A, fig. 8); elle affecte sensiblement la forme d'un triangle curviligne dont les angles sont occupés par les faisceaux foliaires (*flb''*, par exemple) qui se séparent de la région centrale *flb* pour se rendre dans les feuilles *fe*. Le diamètre de la section est d'un tiers supérieur environ au diamètre normal (0,86 millimètre au lieu de 0,62).

La modification anatomique la plus importante porte sur les éléments de l'anneau vasculaire *flb* dont les faisceaux libéro-ligneux ne constituent plus, en effet, un cercle régulier et ininterrompu, comme dans le rameau normal (comparer les figures 7 et 8, N et A). Ces faisceaux sont plus abondants (en nombre double environ), mais plus petits, arrondis, isolés les uns des autres, c'est-à-dire non reliés entre eux par des formations secondaires (A, fig. 13). En outre, l'assise génératrice interne *agi* fonctionne très peu à l'intérieur même des faisceaux et la région ligneuse de ceux-ci comprend à peine 4 à 6 vaisseaux de bois lignifiés *b*, à très petite lumière : le liber *l* pourtant est arrondi et bien développé.

Cet isolement des faisceaux de l'anneau vasculaire se rencontre dans la plupart des acrocécidies constituant une agglomération serrée de feuilles à l'extrémité d'une pousse. C'est ainsi que nous avons déjà constaté une telle disposition au cours d'un récent travail (1) dans la cécidie bien connue de l'*Euphorbia Cyparissias* produite par le *Perrisia capitigena* (p. 329, fig. 70), dans la diptérocécidie en forme de gros bourgeon de l'*Oligotrophus taxi* (p. 334, fig. 86), dans les diverses galles terminales des Bruyères, etc.

En dedans du cercle de faisceaux libéro-ligneux, la moelle acquiert un grand développement; ses cellules *m* sont régulières et bien développées, de même que les méats *mt* qui les séparent. En dehors de l'anneau vasculaire, on ne trouve aucune trace de fibres dans le péricycle *p*; les cellules laticifères *lt* restent nombreuses et

(1) C. Houard : *Recherches anatomiques sur les Galles de Tiges : Acrocécidies* (Ann. sci. nat., Bot., Paris, (8) t. 20, 1904, p. 289-384, 189 fig.).

Digitized by Google

irrégulières; l'écorce possède encore des cellules serrées; le collenchyme et l'épiderme montrent des parois peu épaisses.

En pratiquant des coupes de plus en plus rapprochées de la région cylindrique de la galle, mais toujours à sa base cependant, on voit le contour de la section devenir très irrégulier et un certain nombre de feuilles s'isoler par de petites cavités de la masse gallaire centrale. Quand la section transversale atteint la chambre larvaire, ces petites cavités ou sillons foliaires (désignés par la lettre *s* dans les différentes figures) s'agrandissent, puis s'étalent tangentiellement ; elles sont souvent irrégulières ; parfois même elles restent en communication avec l'extérieur, ce qui indique une soudure incomplète de la feuille avec la paroi de la cécidie constituée par les autres feuilles concrescentes et hypertrophiées.

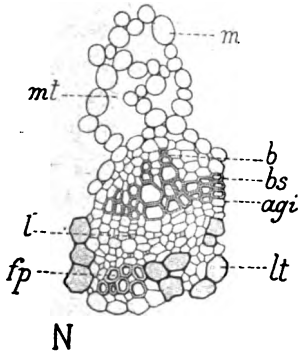


Fig. 12 (N). — Partie de la coupe transversale d'une pousse normale d'*Euphorbia Cyparissias*, représentée par la figure 7 (gr. 150).

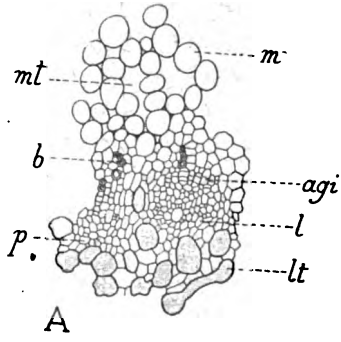


Fig. 13 (A). — Région correspondante de la coupe transversale de la tige anormale, dans la région renflée, à la base de la galle en capsule (gr. 150).

b, *bs*, *l*, bois et liber d'un faisceau libéro-ligneux; *agi*, assise génératrice interne ; *fp*, *p*, péricycle ; *lt*, cellules laticifères ; *m*, moelle ; *mt*, méats.

La paroi de la région médiane de la galle atteint presque un millimètre d'épaisseur (A_1, fig. 9). Son épiderme externe *epi* conserve sensiblement les dimensions de l'épiderme inférieur des feuilles auquel il correspond ; les cellules de cet épiderme vues de face sont plus régulièrement polygonales que les cellules saines, un peu plus grandes cependant et munies de stomates espacés à cellules arrondies et à ostioles largement ouverts. Ces cellules épi-

Digitized by Google

dermiques anormales rappellent, aux papilles près, celles que l'on rencontre à la face inférieure des feuilles hypertrophiées de la galle engendrée par les larves du *Perrisia capitigena* sur la même plante.

Le protoplasma est peu abondant dans les cellules de l'épiderme externe; il devient plus visible dans les cellules corticales internes et contient de très gros amyloleucites *am* (en E, fig. 17) ainsi que des noyaux arrondis *n* à nucléoles bien nets. Puis, au fur et à mesure que l'on se rapproche de la région interne de la paroi gallaire, les grains d'amidon prennent un plus faible diamètre pour disparaître enfin totalement. On rencontre alors, dans les assises cellulaires les plus rapprochées de la cavité larvaire et surtout dans les cellules de l'épiderme interne (*ep*, en D, fig. 16), un abondant protoplasma à fines granulations les remplissant entièrement et enveloppant un gros noyau *n* hypertrophié, ovoïde, assez irrégulier de forme, atteignant 12μ comme plus grande dimension. Ces cellules à protoplasma abondant constituent autour de la chambre larvaire qui contient les nombreux parasites une véritable *couche nourricière cn.*

Parfois, l'épiderme interne présente des mamelons, formés par l'hyperplasie de quelques-unes de ses cellules, semblables à ceux qui ont été décrits et figurés par Molliard (1) dans l'Eriophyidocécidie foliaire du *Geranium sanguineum*. De plus, de place en place, cet épiderme possède des stomates imparfaits, atrophiés, *st*, à ostiole *o* largement ouvert (C, fig. 15).

La grande épaisseur que présente la paroi de la galle est due surtout à l'hyperplasie des cellules situées au-dessous de l'épiderme interne (B, fig. 14); ces cellules offrent, en effet, un grand nombre de cloisons radiales et tangentielles qu'on retrouve parfois, mais bien plus rarement, dans les cellules épidermiques *ep*.

Toutes les cellules provenant de ce cloisonnement actif possèdent des parois épaisses et fortement lignifiées dans les échantillons âgés de la cécidie du *Perrisia capsulæ* (E_2, fig. 5); leur ensemble constitue une couche scléreuse ou *couche protectrice* (*ep*, en A_1, fig. 11), semblable à celle que l'on rencontre d'ordinaire dans les diptérocécidies et qui était si bien développée dans la galle de l'involucre produite par le même parasite. — L'ensemble de ces deux couches (nourricière et protectrice) occupe la région du tissu palissadique

(1) Marin Molliard : *Hypertrophie pathologique des cellules végétales* (Rev. gén. bot., Paris, t. 9, 1897, p. 34-35, pl. V, 1, 2).

Digitized by Google

des feuilles saines (*pa*, en N_1, fig. 18) ; si, dans la galle, ce tissu ne se différencie nullement dans le sens normal (*c*, en A_1, fig. 19), c'est parce qu'il a subi l'action parasitaire de bonne heure, c'est-à-dire à une époque où ses éléments très jeunes étaient encore susceptibles d'évoluer dans une direction nouvelle.

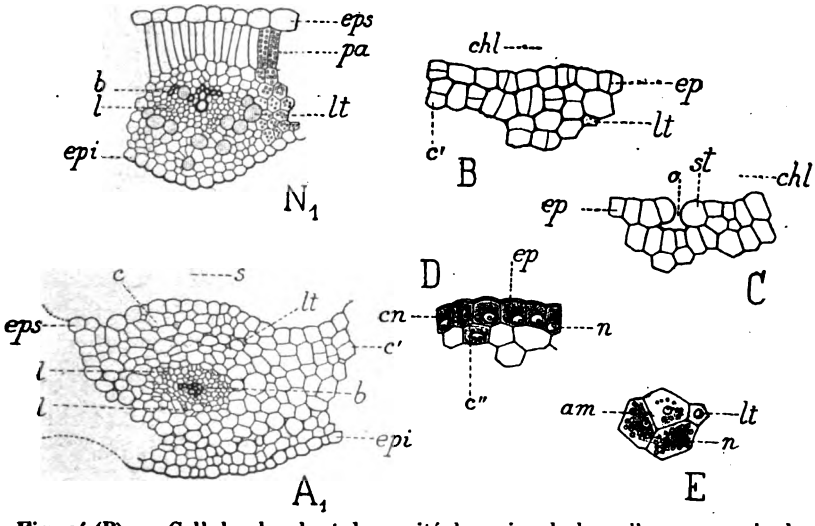


Fig. 14 (B). — Cellules bordant la cavité larvaire de la galle en capsule de l'*Euphorbia Cyparissias* ; les cloisonnements y sont nombreux, surtout dans les cellules sous-épidermiques (gr. 150).

Fig. 15 (C). — Coupe transversale d'un stomate imparfait de l'épiderme *ep* (gr. 150).

Fig. 16 (D). — Cellules de la couche nourricière (gr. 150).

Fig. 17 (E). — Cellules amylifères de la paroi de la galle (gr. 150).

Fig. 18 (N_1). — Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane d'une feuille normale (gr. 150).

Fig. 19 (A_1). — Région correspondante d'un faisceau concentrique de la paroi de la galle comprise entre l'épiderme externe et un sillon foliaire (gr. 150).

b, *l*, bois et liber : *lt*, cellules laticifères ; *st*, *o*, cellules stomatiques et ostiole ; *cn*, couche nourricière ; *n*, noyau ; *am*, grains d'amidon ; *c*, celles non différenciées au niveau du tissu palissadique ; *c'*, cellules en voie de cloisonnement ; *c"*, cellule nourricière sous-épidermique ; *pa*, tissu palissadique normal ; *ep*, épiderme ; *chl*, chambre larvaire ; *s*, sillon foliaire.

Au point de vue anatomique, la galle des pousses feuillées de l'*Euphorbia Cyparissias* est aussi très intéressante à comparer avec la cécidie involucrale de la même Euphorbe parce que leurs caractères histologiques sont sensiblement les mêmes. Dans les deux cas,

Digitized by Google

en effet, l'action cécidogène engendrée par les larves du *Perrisia capsulæ* provoque l'apparition, au sein des parois gallaires, d'une couche nourricière interne et d'une couche protectrice externe ; résultat facile à prévoir puisque l'involucre peut être considéré comme formé lui-même par la soudure d'un certain nombre de bractées, c'est à-dire de feuilles déjà modifiées dans un sens bien spécial.

Terminons par quelques détails histologiques concernant la structure de la paroi. Autour des petites cavités longitudinales qui accompagnent les nervures médianes des feuilles soudées avec la paroi gallaire, les cellules épidermiques ont souvent une membrane externe bombée, très épaisse, à cuticule bien formée et striée finement (*eps*, en A_1, fig. 19). Parfois aussi, les cellules situées sous cet épiderme s'allongent radialement jusqu'à atteindre sept ou huit fois la taille normale et prennent une ou deux cloisons transversales (en *c'*, fig. 19).

Les faisceaux libéro-ligneux de la paroi de la galle s'hypertrophient considérablement et leurs éléments ligneux ou libériens conservent en général la disposition normale. Dans bien des cas pourtant les faisceaux restent petits, mais ils acquièrent alors une structure à peu près concentrique : les vaisseaux du bois *b* sont entièrement entourés par du liber *l*, comme cela a été représenté dans la figure 19 (A_1).

Au voisinage des faisceaux anormaux se remarquent toujours de nombreuses cellules laticifères *lt*, très irrégulières.

Enfin, dans la région supérieure de la galle, près de l'orifice apical, le contour des sections transversales est irrégulier (A_2, fig. 10), la paroi assez mince et l'épiderme interne muni de nombreux poils qui obstruent l'ouverture de la chambre larvaire *chl.*

En résumé, sous l'influence des larves du *Perrisia capsulæ*, l'extrémité des pousses feuillées de l'*Euphorbia Cyparissias* subit les modifications suivantes :

1° *Les parasites externes engendrent une action cécidogène très puissante qui entraîne un arrêt de développement des entre-nœuds supérieurs ; ceux-ci s'épaississent ; les feuilles terminales s'hypertrophient et se soudent en une acrocécidie en forme de capsule ;*

Digitized by Google

2° *La paroi très épaisse de la galle se différencie en une couche nourricière (formée surtout aux dépens de l'épiderme supérieur des feuilles) et une couche protectrice (dérivant de l'hyperplasie des cellules sous-épidermiques)* ;

3° *Les caractères de cette galle sont identiques à ceux que présentent les cécidies incolucrales des pousses florifères de la même plante.*

Laboratoire de Botanique de l'Université de Paris.

Digitized by Google

LES CONDITIONS EXTÉRIEURES

ET

LA REPRODUCTION CHEZ QUELQUES GROUPES DU RÈGNE VÉGÉTAL

(Analyse des Travaux de G. KLEBS)

par M. G. SELIBER (*Suite*).

II. — ALGUES

Dans le rapide exposé de la physiologie de la reproduction des Champignons, nous avons employé, pour nous mieux orienter, la division des conditions, en conditions générales et en conditions spéciales, et parmi ces dernières nous avons essayé de distinguer les irritations morphogènes ; nous avons vu qu'une telle distinction susceptible d'être établie dans les cas simples est difficile à préciser dans les cas plus compliqués (1).

Nous allons maintenant montrer les défauts de cette division, et nous allons reproduire les observations théoriques de Klebs en le suivant dans ses deux derniers travaux.

Nous avons déjà cité un exemple où, pour l'excitation déterminant le processus de la reproduction, l'air est aussi nécessaire que la diminution de nourriture ; dans *Coprinus nycthemerus* nous avons un cas, où pour l'excitation à la reproduction, trois conditions extérieures sont essentielles ; la vie dans l'air, le changement de nutrition et l'action de la lumière ; ici, on ne peut dire laquelle de ces trois conditions est l'irritation morphogène.

Une autre difficulté pour la recherche de l'irritation morphogène

(1) Pour éviter des malentendus, nous voulons faire remarquer ici que dans cet aperçu sur la reproduction des Champignons, nous avons, pour faciliter l'analyse, choisi les cas les plus simples ; mais que Klebs dans son travail de 1900, et plus clairement encore dans son travail récent, nous donne beaucoup d'exemples, où cette distinction ne peut pas être appliquée, l'apparition des organes de reproduction dépendant non pas d'un seul facteur, mais d'une série de facteurs extérieurs.

Digitized by Google

consiste dans le fait qu'un même processus de formation peut être occasionné par des irritations différentes. La formation des zoospores de *Vaucheria* (n° 4) peut être occasionnée : 1° quand on transporte la plante de l'air dans l'eau ; 2° quand on la fait passer d'une solution inorganique dans l'eau ; 3° quand on la met à l'obscurité. Chez l'*Hydrodictyon* on peut obtenir une formation de spores quand on transfère cette algue d'une solution nutritive dans l'eau ou quand on la transfère de l'eau courante dans l'eau stagnante.

Nous ferons toutefois la supposition que les changements intérieurs et les irritations formatives intérieures restent toujours les mêmes pour le même processus de formation, mais que ces phénomènes sont occasionnés par des irritations extérieures différentes. Kuster (1) fait aussi la même supposition, quand il parle des facteurs actifs qui donnent lieu à la formation des tissus pathologiques. Les mêmes formations de tissus dépendent probablement des mêmes causes intérieures, les facteurs externes, pouvant être différents. Dans les cas semblables à celui de *Vaucheria*, Klebs suppose (dans la partie générale inédite de ses recherches sur les Thallophytes) que l'irritation intérieure pour la formation des spores est toujours la même ; elle consiste dans la diminution de la tension osmotique. Les différentes irritations extérieures donnent toujours lieu à l'apparition du même changement intérieur décisif.

Il nous resterait encore à citer les autres motifs qui ont conduit Klebs à délaisser l'idée des irritations morphogènes, mais cela nous conduirait trop loin ; nous prions donc le lecteur de consulter le récent travail de ce savant. Nous pouvons cependant en citer les passages suivants :

« Dans l'état actuel des choses on doit être un peu prudent en employant pour les processus qui nous intéressent la notion d'irritation. Je me servirai souvent du mot *condition*. Chaque processus de développement d'une plante dépend de certaines conditions intérieures. Puisque chacun de ces processus est la conséquence d'un processus précédent de même nature, il doit avoir été déterminé par certains changements intérieurs qui, nous le savons, s'enchaînent avec les conditions extérieures. »

(1) Pathologische Pflanzenanatomie. Iena, 1903, p. 274.

Digitized by Google

Dans les lignes suivantes, nous allons donner quelques observations relatives aux changements extérieurs qui ont une influence formative sur la reproduction de quelques Algues. Nous le ferons en supposant que les changements ont lieu dans les limites d'action des conditions générales et que les végétaux qui servent à nos expériences se trouvent dans un état de nutrition satisfaisante.

Les changements suivants excitent la formation des organes de reproduction par un thalle en état de croissance.

1. — Diminution de la concentration des sels dans le milieu extérieur

Si l'on transfère quelques algues d'une solution nutritive (Knop) dans une solution moins concentrée ou dans l'eau, on excite chez elles la formation des zoospores. Cette méthode a été appliquée par Klebs à l'étude de *Vaucheria repens, Hydrodictyon utriculatum, Protosiphon botryoides*, et de quelques espèces d'*Hormidium* et de *Bumilleria*. Deux causes jouent dans ce cas un rôle : La diminution de la tension osmotique ainsi que la diminution de la concentration des sels déterminant une modification chimique ; il est probable que ces causes agissent dans le même sens sur les conditions intérieures des Algues.

2. — Diminution de l'intensité de la lumière

Chez *Vaucheria repens* et *clavata*, *Protosiphon*, *Œdogonium capillare*, on peut exciter la formation des zoospores en mettant ces Algues à l'obscurité, que la plante soit dans l'eau ou dans des cultures en solution nutritive diluée. Ce n'est pas le changement soudain de l'éclairement, mais le séjour à l'obscurité qui occasionne cette formation, le phénomène dure tant que les Algues sont suffisamment nourries (dans de bonnes cultures 14 jours). Une diminution de l'éclairement au-dessous d'une certaine intensité, variable, naturellement, suivant les espèces, a la même influence.

3. — Diminution de la quantité de l'oxygène due au transport de l'algue d'une eau courante dans une eau stagnante

Une quantité d'Algues vivant dans des courants rapides, comme *Vaucheria clavata*, *V. repens* cultivé dans les mêmes conditions,

Digitized by Google

Œdogonium diplandrum, *Stigeoclonium tenue*, *Draparnaldia glomerata*, *Hydrurus fœtidus*, *Ulothrix zonata*, et ne donnant pas de zoospores dans ces conditions, en forment vite, quand on les transfère dans une eau stagnante de même composition et à la même température. Comme d'autre part les expériences préalables sur *Vaucheria* avaient montré que l'action du frottement mécanique ne pourrait jouer ici un rôle essentiel, il ne reste que la diminution de la quantité d'oxygène qui puisse avoir une influence dans ce cas, réserve faite de l'existence de facteurs inconnus.

4. — Abaissement de la température

Le *Bumilleria sicula*, cultivé en hiver à une température de 13 à 17° et ne donnant pas de zoospores, en a produit quand il a été exposé à 5 ou 6° seulement (n° **4**, p. 383). Chez *Vaucheria repens* l'influence prolongée d'une température basse, de 0 à 3°, a pour résultat ce fait qu'après quelques semaines d'une lente croissance, la formation des zoospores commence et dure plusieurs semaines.

5. — Influence simultanée de la diminution des sels nutritifs inorganiques dans le milieu extérieur et de la lumière

Ce changement joue un rôle dans la reproduction sexuelle de *Chlamydomonus media* (gamètes mobiles), de *Spirogyra inflata* et *varians* (conjugaison) et d'*Œdogonium diplandrum* (anthéridies et oogones). Une solution de sels nutritifs de 0,05 % empêche la formation des gamètes chez *Chlamydomonas ;* une solution de 0,1 % celle des organes sexuels d'*Œdogonium*, tandis qu'une solution de 2 à 4 % de sucre de canne est favorable à ces processus chez *Spirogyra* et *Œdogonium*. Cela nous conduit à cette conclusion que dans ce cas ce serait plutôt l'éloignement de certains sels nutritifs que la diminution de la tension osmotique qui joue ici un rôle.

Vaucheria repens présente à ce point de vue une exception, car ses organes sexuels peuvent se former dans des solutions nutritives de 0,2 % à 1 %, mais le processus se ralentit par l'augmentation de la concentration.

6. — Augmentation de la concentration des sels nutritifs dans le milieu extérieur.

Chez *Vaucheria repens* Klebs a observé dans des cultures en

Digitized by Google

liqueur de Knop à 0,6 °/₀ (concentration proche du maximum pour ce processus), d'abord une forte croissance et ensuite, en l'absence de tout changement perceptible dans la lumière et la température, une formation de zoospores. Cette influence apparaît plus fortement chez *Vaucheria clavata*. Des germes qui sont transférés de l'eau dans une solution Knop à 0,2 °/₀ continuent d'abord à se développer végétativement, et ne forment que plus tard des zoospores. Des filaments adultes qui dans l'eau ne font que croître, forment des zoospores au bout de huit jours quand on les transfère dans une solution nutritive à 1 °/₀ (n° 4, p. 59). Cette influence de l'augmentation de la concentration du milieu extérieur dépend en même temps du concours de la lumière. Comme le processus ne commence pas tout de suite après le changement de milieu, mais seulement au bout de quelque temps de séjour, la cause excitante ne doit donc se produire que peu à peu.

Les faits cités plus haut ont un intérêt particulier parce que, comme nous l'avons dit, une diminution de la concentration donne lieu aussi à la formation des zoospores même chez *Vaucheria repens*. La diminution et l'augmentation de la concentration excitent le même processus, mais avec des concours différents d'autres facteurs. Tandis que dans le premier cas la lumière empêche plutôt la formation, elle est, dans le deuxième, nécessaire à cette même formation. Chez *Vaucheria repens* l'augmentation de concentration n'a d'influence sur le processus que près du maximum de la concentration. Chez *V. clavata* le transport d'une solution dans une solution moins concentrée n'a pas le même degré d'influence que le transport inverse (n° 4, p. 61). Il reste à savoir si les deux changements extérieurs, l'augmentation et la diminution de concentration n'occasionnent pas le même changement intérieur, mais la solution de ce problème est, nous l'avons déjà dit, très difficile dans l'état actuel de nos connaissances sur la physiologie de la cellule.

7. — Augmentation des substances nutritives organiques dans le milieu extérieur.

Nous avons déjà parlé de l'influence favorable d'une solution de sucre de canne sur *Vaucheria* ; chez *l'Hydrodictyon* la même solution occasionne la formation des gamètes sexuels mobiles ; dans

Digitized by Google

ce cas, même les réseaux qui ont une tendance à former des zoospores, produisent des gamètes. Quelquefois une solution de 0,5 à 1 °/₀ a déjà une influence excitante ; d'autre part dans une solution à 16 °/₀ nous avons encore la formation de gamètes.

Un fait remarquable se présente dans le cas de culture sur glycérine à 2 °/₀ [n° 2, p. 380] ; après que l'Algue verte (*Hydrodictyon*) a séjourné dix mois dans l'obscurité (les cellules étaient trois mois dans une solution d'acide citrique de 0,03 °/₀ et le reste du temps dans la glycérine à 2 °/₀), Klebs a observé la formation des gamètes. Dans ce cas tous les processus vitaux et par conséquent aussi celui de la reproduction s'étaient produits aux dépens de la glycérine. Dulcite et maltose donnent lieu à la même formation, mais ceci, à l'obscurité, parce que, à la lumière, ces substances excitent la production des zoospores.

8. — Passage de l'air dans l'eau.

Chez quelques Algues, le passage de l'air dans l'eau occasionne la formation des zoospores, ce fait a été observé sur *Vaucheria repens*, *Protosiphon botryoïdes*, quelques espèces d'*Hormidium* et de *Bumilleria* et sur *Botrydium granulatum*. Ce sont probablement les changements dus au passage soudain d'un milieu à l'autre qui occasionnent ici le phénomène, parce qu'il ne dure qu'un peu de temps après la translation. Chez *Vaucheria repens*, Klebs a réussi à supprimer la formation des zoospores, en laissant les filaments qui s'accroissaient pénétrer peu à peu dans l'eau.

9. — Augmentation de température

Pour ce cas, Klebs cite un seul exemple : *Œdogonium diplandrum* (syn. *pluviale*). Les limites de température pour la production des zoospores de cette Algue sont 0,5° et 35°. Si on la cultive au-dessous de 10°, alors une augmentation de la température de 5° donne lieu à une formation très vive de zoospores. Le passage d'une température supérieure à 10° à une température plus haute, par exemple de 15 à 20°, ne provoque pas ce processus, pas plus que le passage d'une température plus haute à une température plus basse.

(A suivre).

Digitized by Google

SUR LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES A CHLOROPHYLLE,

A L'ABRI DU GAZ CARBONIQUE DE L'ATMOSPHÈRE,

DANS UN SOL AMIDÉ, A DOSE NON TOXIQUE,

par M. Jules LEFÈVRE (*Suite*)

VII

PREMIERS ESSAIS DE VÉGÉTATION EN INANITION DE CO^2 ATMOSPHÉRIQUE

Il est clair à priori que les conditions spéciales que nous allons imposer à nos plantes vont être pour elles un obstacle plus ou moins grand de végétation, exigeant pour le moins qu'elles possèdent une force de résistance assez grande. On sait que Hellriegel et Wilfarth (1), dans leurs mémorables recherches sur le développement des légumineuses en sol non azoté, ont observé chez les plantules une crise d'inanition, *la faim d'azote*, qui apparaît vers la fin de la consommation de l'albumen et dure jusqu'au moment où la production des tubercules radicaux permet à la plante de s'adapter aux conditions de sa nouvelle existence.

Il était de même à craindre, dans nos épreuves, que les plantules n'eussent à subir une crise peut-être mortelle, *la faim de carbone*, avant d'arriver à l'utilisation des amides, si toutefois cette utilisation était possible. C'est ce que l'expérience a montré *en faisant échouer d'emblée tous nos premiers essais*, dès la mise des plantes sous cloche. Les graines germaient fort bien ; les plantules commençaient à se développer, puis mouraient brusquement.

Il a donc été nécessaire de recommencer des épreuves méthodiques, pour chercher si la crise sous cloche est forcément mortelle,

(1) Hellriegel et Wilfarth : *loc. cit.*

Digitized by Google

ou si la plante, après avoir pris une vigueur et un développement convenables dans les conditions normales de végétation, peut passer cette crise victorieusement. Deux types d'expérience tranchent la question.

1° On sème des graines de basilic, et on met aussitôt ce lot A sous cloche en présence de la baryte : la germination a lieu aussi bien pour ce lot en inanition de CO^2 que pour un témoin laissé à l'air libre ; mais au bout de quelques jours, les plantules cessent de grandir et meurent à 3 centim. de taille, n'ayant développé que leurs cotylédons ;

2° Un autre lot de basilics est mis à lever à *l'air libre*. On attend que les plantules aient atteint 4 centim. et développé trois paires de feuilles. Mises alors sous cloche en inanition de CO^2, les plantules subissent une crise ; chez les basilics cette crise est légère ; elle est plus marquée chez le cresson : les feuilles inférieures s'étiolent partiellement chez les premiers, complètement chez le second. Mais, au bout de deux ou trois jours, la crise se passe : la plante vit.

Avec les graines de capucine naine, les choses se passent autrement. La réserve d'albumen est si abondante qu'elle ne s'épuise que lorsque la plante a déjà développé plusieurs belles feuilles et atteint une vigueur suffisante pour éviter la crise.

De là ces conclusions importantes :

1° *Les expériences de végétation sous cloche, en inanition de CO^2 atmosphérique, ne peuvent être tentées que sur des plantes assez vigoureuses et assez bien développées, pour résister à la crise d'inanition, c'est-à-dire pour fournir l'effort d'adaptation.*

2° *Les plantules dont les graines n'ont qu'une faible réserve, ne pourront donc être mises sous cloche qu'après une première phase de développement à l'air libre. Au contraire, les graines à forte amande pourront être mises sous cloche dès le début de la germination.*

Ces longues études préliminaires se terminent en juin 1903. Elles étaient nécessaires pour écarter les obstacles accessoires ; trop souvent, en effet, ce sont de simples détails méconnus ou négligés, qui, en entravant la marche expérimentale, espérée, découragent un auteur, ou pour le moins l'égarent, en dissimulant à son esprit la vérité toute proche qu'il allait atteindre.

Digitized by Google

Nous abordons maintenant la période utile des recherches, qui se poursuit encore en ce moment.

Elle comprend plusieurs groupes que nous proposons de classer ainsi :

1° Epreuves de croissance ;

2° Etudes sur l'efficacité de la baryte ; preuve de l'inutilisation du CO^2 par les racines ;

3° Epreuves de nutrition (poids sec) ;

4° Influences comparées de la lumière et de l'obscurité.

VIII

ÉPREUVES DE CROISSANCE, EN INANITION DE CO^2, AVEC SOL AMIDÉ

Elles comprennent diverses séries que nous examinerons successivement.

Série 1. — Première étude avec un terreau commun de jardin (sur Lepidium sativ.) — juillet, août, septembre 1903.

a — *Principe de la méthode.* Cette étude, suivant le plan méthodique suivi, est une étape nouvelle. Elle servira de passage entre les recherches préliminaires que nous venons de terminer et les cultures en sol artificiel pur. Le résultat visé est encore trop incertain, la voie nouvelle trop inconnue, pour que nous n'avancions pas avec la plus grande prudence. Nous laissons donc à la plante ses conditions normales de terrain ; mais les 500 gr. de terreau, arrosés à l'eau ordinaire, reçoivent le mélange amidé déjà défini, à savoir :

Tyrosine . . .	0 g.1
Oxamide . . .	0.1
Glycocolle . .	0.4
Alanine . . .	0.4
Leucine . . .	0.1
Total	1 g.1

On sème dans cette terre 40 graines de cresson alénois. En 36 heures, 35 plantules environ sont formées. Ce premier lot A sera le lot principal d'expérience.

Digitized by Google

En même temps que A, on prépare trois témoins : B, C, D. *B*, formé du même terreau que A, mais *sans amides*, reçoit également 40 graines de cresson. Laissé à l'air libre, B servira de *témoin de croissance.*

C, composé du même terreau que A et B, *avec amides*, n'est pas semé. Il sera mis sous cloche, en présence de la lessive de baryte, au même moment que A, et permettra de juger par la *carbonatation*, si le sol employé dégage une quantité notable de gaz carbonique.

D, encore formé du même terreau, mais *sans amides*, reçoit 40 graines de cresson. Mis sous cloche en présence de la baryte, dans les mêmes conditions que A, il servira de *contre-épreuve.*

b — *Justification de la méthode.* — Avant de détailler l'expérience, il faut insister sur l'importance du principe de sa préparation. Supposons que A se développe sous cloche, malgré l'inanition de CO^2 atmosphérique, supposons en outre que C ne dégage pas, ou ne dégage que des traces de CO^2, *l'alimentation en carbone aura eu lieu par le sol* (1).

Toutefois, on pourrait encore supposer que l'aliment organique utilisé provient, non du mélange amidé, mais des matières humiques du terreau. A vrai dire la chose ne changerait guère notre thèse : l'alimentation carbonée totale ayant encore lieu par le sol. Mais si, en outre, le lot D de la contre-épreuve, privé d'amides, refuse de se développer ou reste chétif (2), et, en tout cas, bien inférieur au lot principal A, ne sera-t-il pas prouvé cette fois que les plantules de A se sont essentiellement développées à l'aide des amides ? C'est précisément ce que nous allons voir.

c — *Technique de l'expérience.* — D'après l'étude critique faite au chapitre précédent, l'expérience comprend deux parties, à savoir : développement à l'air libre, et développement sous cloche.

1° *Développement à l'air libre, et mise sous cloche.* — Les quatre lots, A, B, C, D sont abrités par des cloches en verre soulevées sur cales ; il y a donc renouvellement continuel de leur atmosphère. Chaque cloche est recouverte d'une fine étamine qui traîne jusqu'à

(1) On verra d'ailleurs comment, avec les précautions prises, un faible dégagement de CO^2 reste sans effet sur le développement des plantes.

(2) Au début de cet article, nous avons appris que les matières humiques sont plus ou moins assimilables. Cette expérience elle-même prouve que les matières humiques semblent incapables de compenser l'inanition du CO^2, et qu'elles ne remplacent pas le mélange d'amides.

Digitized by Google

terre. Les cultures sont ainsi abritées, le mieux possible, contre les poussières, l'excès de la radiation solaire, la pluie et le vent. Au bout d'une vingtaine de jours, elles sont en pleine vigueur. Leur taille a atteint 3,5 centim., et chaqne plante possède deux paires de belles feuilles vertes.

On procède à leur mise sous cloche (1).

Une solution saturée de baryte très limpide a été préparée d'avance. Les pots, arrosés une dernière fois avant la mise sous cloche, sont placés dans le petit cristallisoir et immobilisés au moyen de cales, afin d'éviter les dangers de chute ou de déplacement lorsqu'on agitera l'appareil, comme il a été dit, pour la précipitation des pellicules de carbonate. La bordure rodée des cloches a reçu un peu de suif ainsi que les dalles de verre dépoli. On verse alors rapidement la solution de baryte dans l'espace compris entre les deux cristallisoirs, et l'on ajuste aussitôt les cloches, en appuyant un peu pour les faire bien adhérer aux dalles : une couche de suif achève extérieurement le joint. Les bouchons de caoutchouc, légèrement graissés, et garnis d'avance de leurs tubes, sont introduits à frottement dans la tubulure des cloches, en prenant le soin d'amener le tube d'arrosage à la position convenable. A l'aide d'un mastic spécial, on achève de luter les joints du bouchon et des tubes, et l'on enveloppe le tout d'une couche bien adhérente du mastic. Enfin, on vérifie l'étanchéité des cloches, en s'assurant qu'elles gardent la pression lorsqu'on tente d'y faire passer l'oxygène sous charge de quelques centim. d'eau.

Cette technique se répétant à chaque expérience est décrite ici une fois pour toutes.

Alors les appareils sont placés en belle lumière *diffuse*, à l'ouest. Il est absolument indispensable d'éviter l'action *directe* des rayons solaires, car l'atmosphère de la cloche est rapidement élevée à des températures mortelles pour les plantes.

2° *Devcloppement sous cloche.* — On sait que les lots mis sous cloche sont A, C et D ; B, témoin de croissance, reste à l'air.

(1) La contre-épreuve D a été faite un peu après les autres. Ce détail n'a d'ailleurs pas d'importance pour la démonstration actuelle ; nous poursuivrons donc cette description comme si la contre-épreuve D avait eu lieu au même moment que les épreuves A, B, C.

Digitized by Google

Chaque jour on alimente les plantes d'oxygène (1) soigneusement dépouillé, comme on l'a vu, de toute trace de CO^2. Chaque cloche reçoit ainsi environ 100 centim. c. d'oxygène par jour. On enregistre quotidiennement la taille des plantes, grâce à une échelle graduée annexée à la cloche, en prenant pour toutes les observations une ligne de visée invariable. Puis on note l'état général des plantes, le développement de la tige et des feuilles, le nombre des entre-nœuds, l'état du bourgeon, les progrès ou la dégénérescence des organes, etc.. Enfin on effectue les quelques secousses nécessaires à la chute des pellicules de carbonate.

Procès-verbal de l'expérience sous cloche. — Cette épreuve d'inanition a duré 55 jours ; la baryte n'a été renouvelée que deux fois par siphonage. La température moyenne a été de 20°.

Voici le résumé des observations :

N° des journées	
1er	A. — Taille 4 cent. Les feuilles inférieures jaunissent un peu. C. — Carbonatation légère. D. — Comme A.
2e	A. — 4,5 cent. : feuilles inférieures étiolées (*inanition*). B — Normal. C. — Carbonatation légère. D. — Comme A.
3e	A. — 5 cent., l'étiolement ne s'accentue pas. B. — Normal. C. — Carbonatation *très légère* ; ira en diminuant. D — L'étiolement continue.
6e	A. — 6 centimètres, la crise est passée, la plante reprend son développement. B. — 5 1/2, se développe moins vite que A. D. — 5 1/4, l'étiolement continue.
12e	A. — 10 cent., la troisième paire de feuilles se développe. B. — Le témoin n'a encore que 7 centim. D. -- N'a atteint que 6 1/2 à 7 cent., est presque mort.

(1) Cet oxygène est-il nécessaire ? Les plantes des lots A et D en dégagent-elles suffisamment ? Nous n'avons pas pour l'instant à le savoir. Ce qui est certain, c'est que nos plantes respirent ; nous leur assurons donc l'oxygène de cette respiration.

Digitized by Google

18°	A. — 15 cent., 7 feuilles bien larges et vertes; développement rapide ; 5 entre-nœuds. B. — N'a que 9 centimètres. D. — Est mort complètement vers le 14e jour (1).
25°	A. — 18 cent. ; il y a 8 feuilles, la 9e se développe. B. — N'a que 12 centimètres.
35°	A. — 20 plantes ont dépassé 21 centim. ; ont 9 à 10 feuilles, 8 entre-nœuds. B. — S'est rapidement développé pour son inflorescence.
55°	A. — (8 semaines en inanition de CO^2). la plupart des plantes sont mortes, ayant atteint 22 ou 23 centim., il en reste deux en pleine inflorescence. B. — A fini sa fructification et se dessèche.

Conclusions. — 1° Le lot principal A a vécu plus de 7 semaines. Il s'est développé depuis 3 jusqu'à 22 centim., a produit de 9 à 10 belles feuilles vertes, avec tige et pétioles épais et vigoureux, et 10 entre-nœuds. Il y a eu évidemment synthèse de matières ;

2° Au début s'est présentée une crise nette d'inanition ;

3° Le dégagement fermentatif de CO^2 par le terreau a été très faible ; il ne dépasse pas quelques centim. cubes par jour ; le carbone n'a pas été fourni pratiquement par l'atmosphère ;

4° Les plantes de la contre-épreuve, sans amides, toutes conditions égales, n'ont pu que doubler leur taille. Elles sont restées chétives. Les produits humiques n'ont pas suffi à leur développement ;

5° L'alimentation du lot principal vient donc non seulement du sol, mais essentiellement du mélange amidé que l'on y a ajouté.

Série N° 2. — Étude décisive sur le Cresson avec terre artificielle. — Après le résultat obtenu sur le terreau, il ne restait plus qu'à aborder les études décisives en terre artificielle.

La présente série peut être prise comme prototype de ces études.

Elle comprend deux parties distinctes : l'épreuve directe faite de mai à juillet 1904, la contre-épreuve de mai à juin 1905.

1° *Épreuve directe.* — Une terre artificielle préparée comme il a été dit (chapitre VI) contient 250 gr. de sable lavé et calciné,

(1) J'ai craint un moment que cet étiolement de D ne fût la conséquence d'un défaut d'alimentation d'oxygène, dont je me suis aperçu après coup. J'ai constaté depuis que ce scrupule n'avait pas de fondement.

Digitized by Google

mélangé à la mousse teinte stérilisée. Il y a 0 gr. 550 de matières organiques (1) et 0 gr. 6 de sels minéraux, à savoir :

Organiques	tyrosine	0g05	Inorganiques	AzO^3K	0g25
	oxamide	0.05		$NaCl$	0.1
	glycocolle	0.2		SO^4Ca	0.1
	alanine	0.2		SO^4Mg	0.05
	leucine	0.05		PO^4K^3	0.1

Cette terre a été détrempée à l'eau distillée bouillie ; le pot de culture a été lavé et stérilisé, comme d'usage par séjour prolongé à 200 ou 300°.

Dans ce premier pot A, on a semé 30 graines de cresson, dont 25 lèvent en 48 heures.

Deux témoins ont été préparés en même temps que *A*.

B est un témoin, semé de 30 graines, à terreau commun ; il restera à l'air libre.

C est un deuxième témoin, composé de la même terre artificielle que *A*, *avec amides*. Il sera mis sous cloche en même temps que *A*, afin de juger du CO^2 dégagé par la terre employée. C'est, en un mot, le témoin de *carbonatation* ou de *fermentation*.

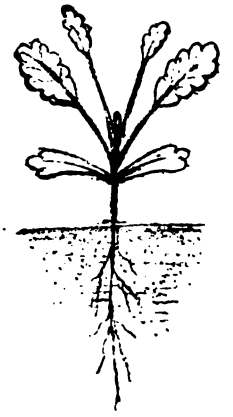


Fig. 2. — Schéma du développement nécessaire au cresson pour supporter l'inanition de la cloche.

L'expérience comprend, comme il convient, deux phases : celle de l'air libre, celle de l'inanition.

Le développement à l'air libre, fait avec toutes les précautions

(1) Il est intéressant de savoir si la dose amidée offerte par nos terres au développement des plantes est en rapport avec les besoins de leur croissance.

Comme exemple nous pouvons prendre l'épreuve présente sur le cresson. Par plante, la dose moyenne d'amides donnée à la terre est de 0 gr. 05.

D'après les analyses de König (Die menschlichen Nahrungs und Genusmittel, 1893, t. II, p. 663), sur des plantes fraîches herbacées analogues au cresson, le poids sec est environ 4 centièmes de leur poids frais. Chaque plante, si elle utilise la part d'amides qui lui revient pour le développement de ses tissus, peut ainsi fabriquer 1 gr. 25 de tissus frais. Or, si le corps de la plante était réduit à un cylindre de 1,7 millim. de diamètre, avec une densité de substance un peu supérieure à 1, il faudrait environ une longueur de 15 centim. pour avoir le poids de 1 gramme. Au total, cet aliment permettrait tant pour la tige que pour les organes latéraux une croissance supérieure à celle que nous avons observée et à celle que le témoin peut prendre. L'aliment suffit donc théoriquement à la croissance. Au surplus les pesées directes justifient ces déductions théoriques.

Digitized by Google

déjà mentionnées (ce chapitre, Série n° 1), a exigé trois semaines, à cause de la fraîcheur des nuits. A ce moment les plantes ont, comme le représente la figure 2, ci-jointe, 3 centim. de taille, 4 feuilles bien vertes, un bourgeon en plein développement.

La mise sous cloche est faite selon la technique décrite (Série n° 1) pour les lots *A* et *C*. Chaque jour on fournit l'oxygène et l'on fait tomber les pellicules de carbonate ; enfin on étudie la marche du développement des plantes.

L'expérience dure 40 jours ; la baryte est renouvelée deux fois par siphonage.

Voici le résumé du procès-verbal :

N° du jour d'expérience		
1er	A	croissance faible.
	C	carbonatation légère.
2e	A	3,5 centim. ; les feuilles inférieures jaunissent.
	C	trace de carbonate.
3e	A	3,75 ; feuilles inférieures et une grande feuille étiolées.
	C	pas de carbonate ; la carbonatation n'aura plus lieu jusqu'à la fin ;
4e	A	4,25 ; l'inanition cesse.
5e	»	5 ; la plante se développe ; 2 feuilles nouvelles apparaissent.
8e	»	8,75 ; la plante est en plein développement.
12e	»	13 ; 6 feuilles bien vertes, 4 entre-nœuds visibles. Le témoin B, à l'air libre, n'a que 9 centim.
15e	»	15 centim.
18e	»	17 »
23e	»	19 cent. ; 8 feuilles vertes, tige et pétioles épais. Le témoin B grandit rapidement pour son inflorescence.
30e	»	21 cent. ; C'est la taille maxima commune, il y a 8 à 9 belles feuilles vertes, 3 feuilles flétries, 1 un peu jaune, 10 entre-nœuds.
35e	»	21 à 22 cent. ; Etat stationnaire, mais quelques pieds commencent leurs bourgeons d'inflorescence.
37e	»	21 a 22 cent. ; la plupart des plantes s'étiolent.
40e jour	»	» l'expérience est arrêtée.

Conclusions. — 1° Dans cette terre artificielle, en inanition complète de CO^2, 20 plantes ont grandi de 3 à 21 centim. ; elles ont formé 9 à 10 feuilles nouvelles, bien vertes, en produisant de robustes pétioles et une forte tige (1).

(1) On remarque toutefois que tige et pétioles sont moins verts et plus transparents que chez le témoin à l'air libre La formation de la chlorophylle est moins intense, sans doute par suite d'une moindre abondance d'hydrates de carbone, ceux-ci comme on le sait, favorisant la production de la chlorophylle (Palladine). Nous verrons aussi que le tissus ligneux est moins abondant.

Digitized by Google

2° Au début s'est présentée, pendant 2 ou 3 jours, la crise d'inanition qui a amené l'étiolement rapide des premières feuilles, sacrifiées sans doute à la nutrition des organes en voie de formation.

3° Le témoin C n'a pas dégagé de CO^2. Il est donc certain que le lot A, ne trouvant pas de carbone dans l'atmosphère, s'est alimenté aux dépens du sol.

La contre-épreuve suivante va donner à cette dernière conclusion toute sa signification et à l'épreuve précédente une valeur décisive.

II° *Contre-épreuve D.* — Le pot de culture D est l'image exacte de A : 250 gr. de sable siliceux lavé et calciné ; mousse stérile ; eau distillée bouillie ; pot stérilisé ; 0 g. 6 de sels minéraux ; mais *pas d'amides.* On y a semé 30 graines de cresson ; environ 25 ont bien levé en 48 heures.

Le développement à l'air libre jusqu'à la taille convenable (fig. 2) a demandé 4 semaines ; la température extérieure oscille entre 10 et 12°. Les plantes, en belle végétation, sont un peu plus fortes que celles de l'épreuve directe A.

Le 3 mai 1905, on exécute la mise sous cloche. Les plantes ont alors 5 centim. et possèdent 6 feuilles. Les précautions ordinaires (solution de baryte, obturation avec étanchéité exacte de la cloche, alimentation quotidienne d'oxygène) ont été prises. Voici le résultat bien significatif de cette contre-épreuve :

Premier jour	—	Taille	5,5 cent.	
Deuxième »	—	»	5,8 »	quelques feuilles s'étiolent.
Troisieme »	—	»	6 »	nouvelles feuilles étiolées,
Cinquième »	—	»	6,2 »	id.
Dixième »	—	»	6,5 »	Les plantes refusent de grandir ; beaucoup de feuilles étiolées.
Quatorzième	—	»	Tout est mort.	

Conclusion générale. — Tandis que le lot A grandit de 18 cent., le lot D, placé dans les mêmes conditions que A, mais privé d'amides, ne grandit que de 1 centim. et meurt, après quelques jours, d'inanition.

Ce résultat nous conduit à la loi suivante :

Une phanérogame verte, suffisamment robuste, peut se développer pendant plusieurs semaines DANS UN SOL ARTIFICIEL AMIDÉ, *quintupler et au-delà sa taille, multiplier ses feuilles et commencer son*

Digitized by Google

inflorescence, tout en restant en inanition de CO^2 atmosphérique, pourvu que l'aliment amidé soit employé à dose non toxique.

Dans les mêmes conditions, avec terre artificielle NON AMIDÉE, *la même plante cesse tout développement appréciable* (1). *Au total la plante mise en sol amidé, à l'abri du carbone atmosphérique, s'est donc uniquement alimentée des amides du sol.*

Cette conclusion va s'étendre aux autres plantes, c'est-à dire au Basilic et à la Capucine que nous allons étudier maintenant.

Série n° 3. — Etude sur Basilic fin (Ocimum) *avec terre artificielle amidée.* Juillet-août 1904.

Avec le Basilic et la Capucine se présente un nouvel ordre de difficultés que nous n'avions pas rencontré avec le Cresson. Ces plantes ne peuvent supporter l'atmosphère saturée d'une cloche et meurent rapidement. De là une série d'échecs sur ces plantes pendant toute la campagne expérimentale de 1903 et le printemps 1904.

Il fallait donc éviter la saturation des cloches. Aussi, au lieu d'employer comme absorbant la lessive de baryte qui exagère l'humidité, nous tentons l'usage de la baryte sèche. Là surgit une difficulté nouvelle. En effet, quel degré de sécheresse la plante peut-elle supporter ? Faute de le savoir, de nombreux échecs sont encore venus de ce côté. Et ce n'est pas tout. Le pouvoir absorbant de cette baryte sèche, à l'égard de l'humidité n'ira-t-il pas en s'atténuant ? Brutal au début, il sera bientôt à peu près inefficace. Pour compenser ces écarts, après plusieurs essais méthodiquement rectifiés, j'ai dû m'arrêter à la règle suivante :

Dans l'espace compris entre les deux cristallisoirs, on placera d'abord, au moment de la mise sous cloche, environ 60 g. de baryte, en morceaux de la grosseur d'une noisette. Tous les 7 ou 8 jours, plus souvent si le ruissellement de l'humidité apparaît sur les cloches, celles-ci sont rapidement levées de façon à permettre l'introduction nouvelle de 60 gr. de baryte. Dans le cours d'une expérience moyenne, la cloche sera donc levée, tout au plus, 3 ou 4 fois pendant une minute (2).

(1) Cette nouvelle conclusion, tirée de la contre-épreuve, écarte en même temps l'objection d'une croissance factice et de nature purement osmotique, comme celle des plantules de la germination à l'obscurité.

(2) Cette technique indispensable rend l'expérience moins pure que celles que nous avons décrites pour le Cresson. Il ne faut pas cependant s'exagérer l'importance de ces levées de cloche. A chaque levée, on introduit environ 5 litres d'air nouveau,

Digitized by Google

Voici maintenant nos séries de recherches sur le basilic.

Trois lots, A, B, C, sont préparés avec terre artificielle. *A* est formé de 300 gr. de sable lavé, calciné et de mousse stérilisée. A cette terre détrempée à l'eau distillée bouillie, on y ajoute les matières suivantes :

Amides	Tyrosine . .	0g.11	Matières minérales	AzO^3K . . .	0g.375
	Oxamide . .	0.11		$NaCl$ . . .	0.175
	Glycocolle .	0.44		SO^4Ca . . .	0.175
	Alanine . .	0.44		SO^4Mg . .	0.067
	Leucine . .	0.028		PO^4K^3 . . .	0.150
				Trace sel de fer	
	Total	1g.128		Total	0g.942

On a semé dans cette terre 25 graines de Basilic.

B est un témoin à terre artificielle, laissé à l'air libre.

C, avec matières amidées mais sans graines, servira sous cloche de témoin de fermentation.

La mise sous cloche a lieu le 19 juillet 1904 ; la température moyenne est de 20° ; les plantes, développées à l'air libre, avec les précautions connues, mesurent 4 à 5 centim. et ont 8 feuilles. La figure 3 ci-jointe indique schématiquement l'état minimum de développement que doivent avoir les plantules pour supporter la mise sous cloche (1).

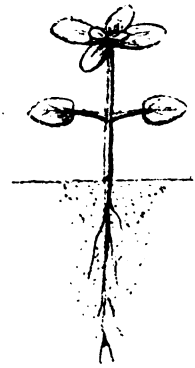


Fig. 3. — Schéma du développement nécessaire au Basilic pour surmonter l'inanition.

Chaque jour, il y a alimentation des cloches en oxygène, examen des plantes et de leur croissance sur l'échelle graduée. Voici le protocole résumé de l'expérience :

N° des journées		
1re	A	Taille 5 centim. ; les feuilles inférieures jaunissent un peu.
	C	Carbonatation légère.
2e	A	5,5 centim. ; crise légère d'inanition.
	C	Carbonatation très faible.

c'est-à-dire à peu près 2 centim. cubes de CO^2 : quantité bien faible. D'ailleurs on verra dans la suite de ce travail le pouvoir absorbant de la baryte, et l'on jugera par les expériences comparatives sur témoins que cette faible quantité de gaz carbonique due aux levées de cloche est sans effet.

(1) Un essai a été fait sur des Basilics moins développés, toutes autres conditions égales ; il a été négatif. Les plantes ont refusé toute croissance.

Digitized by Google

3e	A	6,25 centim. ; la crise ne se poursuit pas.
	C	La carbonatation cesse.
4e	A	7 centim. ; le développement devient rapide.
5e		On lève la cloche pour renouveler la baryte.
8e	A	9.5 cent. ; Il y a 18 feuilles bien vertes et 3 entre-nœuds.
	B	(témoin), ne mesure encore que 6 centim.
10e	A	11 cent. ; Tige et pétioles vigoureux ; feuilles larges bien épanouies ; plusieurs branches se développent rapidement ; le 5e entre-nœud se dessine.
	B	n'a que 7 centim.
14e	A	12,5 cent. (2 semaines sous cloche) ; il y a 32 feuilles larges et bien vertes ; les branches ont plusieurs centim.

La veille, la cloche a reçu, par négligence, pendant deux heures un soleil ardent : les feuilles noircissent et tombent. L'expérience est terminée ; mais elle est significative.

Conclusions. — 1° Le lot a doublé, et au-delà, sa taille, quadruplé le nombre de ses feuilles, formé tige et branches vigoureuses. Pendant ce temps le témoin, à l'air libre, n'a atteint que 9 ou 10 cent.

2° Le témoin C, de carbonatation, n'a montré qu'un dégagement insensible de CO^2, au début de l'expérience. Le lot A s'est alimenté et il n'a pu s'alimenter que par les amides du sol.

Examen histologique. — Deux remarques toutefois s'imposent. Les tiges et pétioles du lot principal A sont moins vertes et plus transparentes que celles du témoin B. Nous avons déjà fait cette observation pour le Cresson.

Il est vraisemblable que la diminution de la chlorophylle est liée à la diminution de l'assimilation directe du carbone : on sait, en effet, que les hydrates de carbone favorisent la formation de la chlorophylle (1). Quant à la transparence des organes elle devait être liée à une moindre formation du tissu ligneux. Il était donc intéressant de faire l'examen histologique comparé des deux sortes de plante. Une coupe a été faite dans chacune des tiges, au même entre-nœud (2). Les figures ci-jointes (4 et 5) montrent que les structures sont à peu près semblables. Les formations primaires ne diffèrent pas sensiblement l'une de l'autre. Le bois du lot A est

(1) Palladine, Mazé, J. Laurent (*loc. cit.*) : Sur l'intervention du glucose dans la formation de la chlorophylle.

(2) Il est à peine utile d'ajouter que les coupes sont faites dans des régions de la tige formées pendant la période de développement sous cloche.

Digitized by Google

à peine plus faible que celui du témoin B. Mais ce dernier est un peu plus avancé comme formation secondaire, comme le montre la comparaison des méristèmes dans les deux coupes. Par contre, les parenchymes, principalement le conjonctif médullaire, sont plus développés dans le lot principal que chez le témoin; ce qui explique le diamètre notablement plus élevé des organes du premier. Nous pouvons donc conclure que :

Les plantes développées en inanition de CO^2 atmosphérique, avec le secours d'un aliment amidé à dose non toxique, gardent une structure normale, mais avec une légère diminution de la chlorophylle et des formations secondaires et un accroissement notable du parenchyme conjonctif.

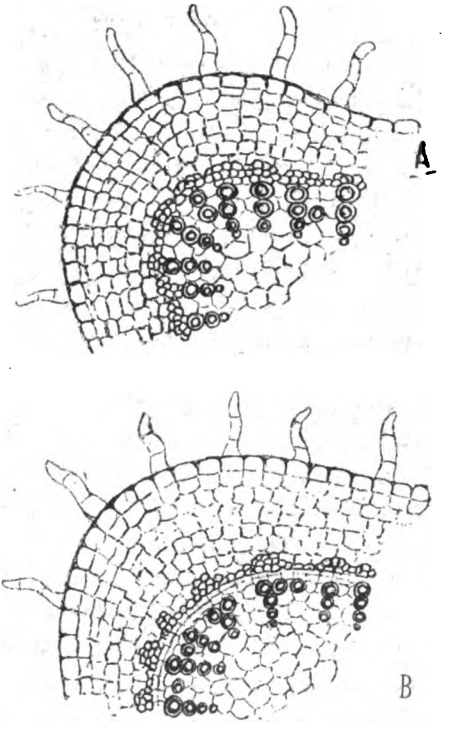


Fig. 4. — Coupe d'une plante du lot A.
Fig. 5. — Coupe correspondante d'une plante du lot B.

Série n° 4. — Étude nouvelle sur le développement du basilic en terre artificielle, avec témoin de contre-épreuve. (Juillet-août 1905).

Je résume simplement cette étude, exécutée pour un but particulier, et dont nous donnerons l'analyse détaillée au chapitre suivant.

Par sa contre-épreuve, cette étude complète la série précédente (n° 3).

Deux pots A et B sont préparés.

Le premier, *A*, avec 350 gr. de sable et mousse, et avec les matières suivantes :

Digitized by Google

Amides	Tyrosine . .	0g.11	Matières minérales	AzO^3K . .	0g.375
	Oxamide . .	0.11		NaCl . . .	0.175
	Glycocolle . .	0.45		SO^4Ca . .	0.175
	Alanine . .	0.45		SO^4Mg . .	0.07
	Leucine . .	0 10		PO^4K^3. . .	0.15
				Trace de fer	
	Total	1g.22		Total	0g.945

On a semé, dans ce pot, 40 graines de Basilic.

Le deuxième pot *B*, destiné à la contre-épreuve, est formé d'une terre artificielle identique à celle de *A*, mais privé d'*amides*. On y a semé également 40 graines de Basilic.

Le 30 juillet *A* et *B* sont mis sous cloche, avec les précautions habituelles, et 60 gr. de baryte sèche. Les plantes ont 4 centim., 8 feuilles et 2 entre-nœuds.

La marche de l'expérience se poursuit régulièrement. On l'arrête au bout de 14 jours : le résultat est suffisamment net. En effet, le lot d'expérience *A*, amidé, a grandi (selon les pieds) de 4 à 11 ou 14 centim., a formé de 20 à 30 feuilles, des tiges et pétioles énorme, 4 entre-nœuds et des branches de 2 à 3 centim. (1).

Pendant ce temps, le lot B n'a grandi que 1,5 à 2 centim. Lorsqu'on arrête l'expérience, il y a près de huit jours qu'il ne grandit presque plus. Le phototropisme n'a plus lieu. Les tiges et pétioles sont grêles, les feuilles, au nombre de 6 ou 8, ont conservé leur taille initiale. Il n'y a que 2 entre-nœuds très petits, aucune branche, aucun bourgeon latéral. Plusieurs pieds déjà se couchent.

Conclusion. — Le premier lot A, développé en inanition de CO^2 atmosphérique, n'a pu s'alimenter que des amides du sol.

Série n° 5. — Développement de la Capucine naine, en terre artificielle, avec témoin de contre-épreuve (octobre-novembre 1904).

Je laisse de côté diverses études de l'année 1903 ; elles m'ont donné des indications précieuses, mais sont encore trop imparfaites à cette époque pour trouver place ici. Nous ne nous occuperons donc que des études exécutées pendant les années 1904 et 1905.

Ici, comme je l'ai fait remarquer, en raison de la riche réserve d'albumen de leurs graines, les plantules de Capucine n'ont guère à

(1) Même remarque que précédemment : moins de chlorophylle dans les tiges et les pétioles ; tissus moins avancés comme formations secondaires ; conjonctif plus abondant.

Digitized by Google

craindre la crise d'inanition. Au lieu de deux phases, l'une à l'air libre, l'autre sous cloche, les expériences sur Capucine n'auront donc qu'une phase unique de développement sous cloche. Seulement il sera nécessaire, selon la technique justifiée au début de la série n° 3, de lever parfois les cloches pour renouveler la baryte.

Voici une intéressante série faite dans le cours de l'automne 1904. On prépare deux pots *A* et *B*. *A* reçoit la terre artificielle habituelle, sable et mousse, 0 gr. 9 de mélange amidé et 0 gr. 77 de matières minérales, eau distillée bouillie, enfin 5 graines de Capucine naine. *B* ne diffère de *A* que par l'absence d'amides. Il reçoit donc aussi 5 graines de même grosseur, de même poids que celles de *A*. Ce témoin servira de contre-épreuve.

Les deux pots sont mis sous cloche, avec baryte sèche. L'alimentation en oxygène ne commencera que lorsque les plantules développeront leurs feuilles.

Le 19 octobre, 6 plantules sont sorties dans A ; il y en a 5 dans B. On commence le procès-verbal régulier de l'expérience.

Les jours sont numérotés, à partir de la sortie des plantules.

N° des jours			
5e	A	taille	4,25 cent., 4 feuilles un peu recroquevillées.
	B	»	2,5 cent., 2 feuilles développées, la 3e se dessine.
7e	A	»	6 cent., 4 feuilles; la 5e naissante; tige et pétioles épais.
	B	»	4,5 cent., 3 feuilles petites ; tige et pétioles moins vigoureux que ceux de A.
10e	A	»	9,5 cent., 6 feuilles; tiges très fortes.
	B	»	5 à 6 cent., 3 feuilles médiocres.
14e	A	»	13 cent., 6 à 8 belles feuilles (selon les pieds).
	B	»	5 à 7,5 cent., 3 à 5 feuilles ; plusieurs plantes cessent de grandir.
17e	A	»	15,5 cent., 7 à 8 belles feuilles.
	B	»	5 à 9 cent., plusieurs plantes naines se flétrissent.
20e	A	»	18 cent., 9 feuilles : plantes vigoureuses.
	B		a cessé toute croissance depuis plusieurs jours ; la plupart des feuilles sont mortes.
23e	A	»	20 centim.
	B		est mort.
28e	A	»	21 centim , 9 à 10 belles feuilles.
30e	»	»	21 à 22 centim. Le développement se ralentit.

Le résultat est décisif ; on arrête l'expérience.

Conclusions. — 1° Le lot d'expérience A s'est développé pendant

Digitized by Google

plus de 4 semaines, jusqu'à la taille presque normale de 21 à 22 cent., formant des plantes vigoureuses à forte tige avec chacune 9 à 10 belles feuilles (1) (2).

2° Le lot B de contre-épreuve s'est mal développé : il n'a vécu que deux semaines, plusieurs plantes restant naines (5 centim.) ; les tiges et pétioles sont restés grêles, et chaque pied n'a produit que de 4 à 5 mauvaises feuilles.

Au total, le lot direct, privé de CO^2 atmosphérique, n'a pu s'alimenter que des amides du sol.

Série n° 6. — Développement de la Capucine naine en sable siliceux pur, avec amides. Contre-épreuve (Janvier-février 1905).

Cette série est importante ; c'est la première fois que nous réunissons une belle culture avec sable pur, *sans mousse.*

Il était intéressant d'écarter ainsi *l'impression* peu justifiée d'ailleurs (en raison de la forme rationnelle à contre-épreuve et à témoins de nos séries expérimentales) que la mousse teinte et stérile peut servir d'aliment (3).

On prépare donc deux pots *A* et *B* contenant 350 gr. de sable siliceux lavé et calciné, arrosé à l'eau distillée ; chacun reçoit 5 graines aussi identiques que possible, de même taille et de même poids.

A contient 0 g. 9 d'amides (proportionnellement à la formule type) et 0 g. 7 de matières minérales (formule de Detmer).

B, contre-épreuve, *privé d'amides*, a reçu la formule minérale de A.

Le 30 décembre 1904, les deux lots sont mis sous cloche à baryte sèche avec les précautions habituelles. Le 13 janvier 1905 les observations commencent.

N° des jours		
5e	A	4 cent., 4 feuilles ; plantes vigoureuses.
	B	5 cent., 2 feuilles recroquevillées.

(1) Il est juste, cependant, pour éviter toute illusion, de remarquer que les témoins d'air libre finissent par atteindre toujours une taille et une épaisseur plus grandes, développent des feuilles notablement plus larges. En outre nous n'avons jamais pu obtenir la floraison de nos Capucines d'expérience.

(2) Comme pour le Cresson et le Basilic, on observe encore ici la diminution légère de la chlorophylle et des formations secondaires.

(3) Que l'on remarque cependant encore une fois que si la mousse artificielle avait pu servir d'aliment, le fait ne changerait guère la thèse présentée dans ce travail, car il resterait quand même que la plante se développe en inanition de CO^2.

Digitized by Google

10e	A	8 cent., 5 belles feuilles, une naissante.
	B	11 cent., 3 feuilles très petites. Tiges et pétioles grêles terminées par des limbes de 2 ou 3 millimètres.
14e	A	12 cent., 6 belles feuilles, limbes de 2 centim.
	B	13 cent., s'étiole, n'ayant que 3 à 4 limbes minuscules sur longs filaments grêles représentant les pétioles.
20e	A	16 cent., 5 à 7 feuilles ; plantes vigoureuses.
	B	est mort depuis plusieurs jours.
26e	A	16 à 18 centim., 7 belles feuilles.
30e	»	tailles s'échelonnant de 16 à 19 centim.
35e	»	» » 17 à 21 »

Quelques feuilles se *piquent*. On arrête cette expérience de cinq semaines sous cloche.

Conclusions. — 1° Le lot d'épreuve, *amidé, A*, a pris un développement de 20 centim., pendant cinq semaines d'inanition de CO^2.

2° Le lot de contre-épreuve, *sans amides, B*, n'a vécu que deux semaines en se développant anormalement.

Le lot *A* a donc trouvé dans les amides du sol un aliment de croissance.

Série n° 7. — Etude sur la Capucine naine en sol artificiel amidé, avec contre-épreuve (Octobre 1905).

Cette étude que nous détaillerons dans un chapitre ultérieur et qui confirme les précédentes, doit être résumée ici. Aussi bien elle contient un enseignement sur le développement tératologique des plantules tenues en inanition, et en sol non amidé, pendant le cours de leur croissance par l'albumen.

Comme précédemment, on a deux lots A et B (terre artificielle avec sable et mousse, 6 graines de Capucine naine bien identiques). A est amidé ; B (contre-épreuve) ne l'est pas. L'un et l'autre sont minéralisés. On les met sous cloche.

L'expérience a duré 20 jours, à partir de la sortie des plantules.

Dans *A* toutes les plantes sont vigoureuses, à forts pétioles, avec 6 ou 7 feuilles normales ; ces plantes ont atteint toutes 13 ou 14 cent.

Dans *B*, au contraire, les plantules ont cessé de croître au 14e jour d'inanition. Mais chose remarquable, *aucune n'est normale*. Parmi les 5 pieds, 2 sont restés *nains* (6 à 7 cent.) en refusant toute croissance à partir du 7e ou du 8e jour ; les 3 autres, par contre, comme celles de l'expérience n° 6 sont atteintes d'une sorte de

Digitized by Google

gigantisme; feuilles minuscules, avec pétioles en forme de longs filaments, tiges démesurément allongées et grêles; tissus pâles.

Conclusions. — 1° *Le lot d'épreuve en sol amidé a pendant toute l'expérience un développement convenable.*

2° *Grâce à l'abondante réserve des graines, le lot de contre-épreuve B peut résister à peu près pendant 2 semaines, à la mort. Mais ses plantules subissent, pendant ce temps, une profonde altération nutritive de croissance, répondant aux deux types opposés du nanisme et du gigantisme.*

3° *Il apparaît donc que l'albumen est insuffisant, même pendant la phase de son absorption par la plantule, à assurer le développement normal et harmonieux de cette plantule; de très bonne heure, ce développement s'altère et suit un processus tératologique.*

4° *Au total, le lot amidé s'est bien développé, le lot non amidé s'est mal développé. Le premier s'est donc nourri de l'aliment amidé.*

IX

ÉPREUVES CRITIQUES SUR LE GAZ CARBONIQUE

Efficacité de la haryte. — Inutilisation du CO^2 souterrain.

Les chapitres précédents nous donnent la preuve que, dans un sol artificiel convenablement amidé, à la dose non toxique, on peut faire développer des plantes vertes, tout en les laissant en inanition de CO^2. Les plantes peuvent tripler ou quintupler, parfois presque décupler leur taille, et, certaines, opérer un développement végétatif presque complet, avec feuilles nombreuses et bien vertes, tiges et branches vigoureuses, tissus presque normaux, la chlorophylle étant seulement un peu moins abondante, les formations secondaires un peu plus tardives, les tissus conjonctifs un peu plus abondants que chez la même plante développée dans son milieu normal.

Par contre, mises dans les mêmes conditions, mais en sol artificiel *non amidé*, ces plantes meurent en crise d'inanition ou présentent, pendant la consommation même des réserves de leur graine, des malformations diverses (1).

(1) Parmi les diverses études sur Capucine qui n'ont pas ici leur place, et qui n'ont servi qu'à diriger nos premiers essais, il en est une de décembre 1903, en

Digitized by Google

Pour faire cette preuve, il fallait mettre les plantes à étudier sous cloche bien close en présence de la bayte. Nous avons admis que celle-ci assurait l'inanition des plantes en CO^2, en absorbant le gaz carbonique de la respiration et celui que la terre artificielle pouvait éventuellement produire. C'est sur ce postulat même que repose la méthode qui vient d'être exposée ; c'est de lui que dépend la signification donnée aux résultats de l'expérience.

Or l'objection pourrait être faite que, malgré la présence de la baryte, il reste sans doute dans l'atmosphère une certaine quantité de CO^2 peut-être suffisante pour expliquer la croissance de la plante.

A vrai dire, s'il ne s'agissait que du CO^2 respiratoire, l'objection resterait sans valeur. Il suffit en effet que la plante fasse recette et qu'elle croisse, pour qu'on soit assuré qu'elle a trouvé une autre source de carbone que celle de sa propre respiration. J'ajoute même que, dans toutes nos séries expérimentales, la contre-épreuve ayant donné un résultat négatif, ce fait suffirait encore à écarter toute objection sérieuse sur l'influence du CO^2 non absorbé.

Mais il y a là une question de principe à résoudre une fois pour toutes. Il peut arriver qu'une terre dégage du CO^2, et l'on craindra, non seulement dans les expériences actuelles, mais en général dans toutes celles où l'on a besoin d'absorber le CO^2, que celui-ci, malgré les précautions prises, ne soit emprunté par la plante soit à l'atmosphère par les organes aériens, soit au sol qui le produit par les organes souterrains.

Cherchons donc à résoudre les deux questions suivantes :

1° La baryte est-elle assez efficace pour créer à la plante une complète inanition à l'égard du CO^2 atmosphérique ?

2° Le CO^2 produit dans le sol est-il utilisé par la plante ? (1)

sable siliceux, qui doit être signalée au point de vue des malformations des plantules réduites à l'alimentation par l'albumen. Au 13e jour, tandis que toutes les plantules de l'expérience principale en sol amidé, ont une formation convenable et 11 centim., les 4 plantules du 2e lot, en sol non amidé et en inanition de CO^2, ont 4, 6, 7 et 12 centim., les unes sont naines, l'autre géante ; ce contraste est des plus curieux. D'ailleurs, toutes ont des feuilles minuscules, des organes grêles. Les conclusions précédentes semblent donc prendre chez la Capucine un caractère de généralité.

(1) Il existe sur ce sujet des recherches assez anciennes de Cailletet et de Moll. Dans son travail sur l'origine du carbone fixé par les plantes à chlorophylle (C. R. A. d. Sc., 1871, p. 1476), Cailletet a mis des plantes vertes dans un sol riche et isole les parties aériennes dans une cloche traversée par un courant d'air

Digitized by Google

Nous pourrions peut être chercher une réponse à cette dernière question dans les travaux de Cailletet et de Moll, si les expériences de ces auteurs étaient à l'abri de toute objection (1). Nous pourrions aussi invoquer notre propre expérience (série n° 1) sur le Cresson, faite avec un terreau chez lequel un témoin de fermentation a révélé la production constante quoique très légère de CO^2, car ce CO^2 n'a pas permis aux plantes de se développer en présence de la baryte, dans un sol privé d'amides, d'une façon appréciable.

Pour trancher définitivement les deux questions posées, nous préférons donner une série nouvelle sur Basilic cultivé en sol artificiel. Cette étude résoudra à la fois le problème de l'*efficacité de la baryte* à l'égard du CO^2 atmosphérique, et celui de *l'utilisation du CO^2 d'origine souterraine par les racines.*

Trois pots *A*, *B*, *C*, sont préparés avec terre artificielle (sable siliceux lavé et calciné, avec mousse artificielle); cette terre est minéralisée par formule de Detmer. *Exposée pendant plusieurs semaines, en large surface à l'air libre, sans aucune précaution, et détrempée à l'eau de source non filtrée*, cette terre est évidemment chargée de poussières organiques et de micro-organismes.

A et *C* reçoivent en outre le mélange amidé ; *B* ne le reçoit pas. Dans *A* et *B* on sème trente graines de Basilic, tandis que *C*, non semé, sera pris comme témoin de carbonatation.

Voici les deux phases de l'expérience (détail de la série n° IV, chapitre VII).

1° *Développement à l'air libre.* — Les trois pots sont laissés sans aucune précaution au libre contact de l'atmosphère extérieure. Ils se développent ainsi normalement pendant trois semaines jusqu'à ce qu'ils aient atteint la taille nécessaire de 4 centim. et formé huit feuilles (voir fig. 3). On les met alors sous cloche apres les avoir arrosés une dernière fois avec l'eau ordinaire.

privé de CO^2 : les plantes jaunissaient et ne tardaient pas à périr. — Moll (Ann. agron., IV, 1878), par une methode très analogue à celle de Cailletet, les racines plongeant dans un terreau riche en humus, source de CO^2, tandis que les parties vertes sont dans un espace privé de CO^2, Moll, dis-je, a montre que des feuilles préalablement privées de tout amidon, par un séjour prolongé à l'obscurité, ne reforment pas d'amidon quand le CO^2 est offert à la racine.

(1) La démonstration de Moll est bien indirecte puisqu'elle se fonde sur le criterium de l'amidon. Et la démonstration de Cailletet ne serait décisive que si l'on savait quel est le dégagement exact du CO^2 par le sol employé.

Digitized by Google

Les cloches *A* et *B* reçoivent de la baryte sèche ; *C*, témoin de carbonatation, de la lessive de baryte bien limpide.

On commence le procès-verbal, dont voici le résumé :

N° des jours		
1er	A	taille 5 centim.
	B	» 4 »
	C	légère carbonatation.
2e	A	» 5,5 ; quelques nouvelles feuilles se dessinent.
	B	» 4,25 ; aucune feuille nouvelle.
	C	légère carbonatation.
3e	A	» 6,5 ; 10 feuilles bien formées ; plantes fortes ; le 2e entre-nœud paraît.
	B	» 4,5 ; 2 feuilles nouvelles se dessinent.
	C	La carbonatation légère se poursuivra *jusqu'au bout.*
8e	A	» 10 c nt. ; 16 à 20 feuilles.
	B	» 5 cent ; l s 8 feuilles initiales conservent leur taille ; les tiges sont faibles.
	C	La carbonatation s : poursuit.
11e	A	» 12.5 c. ; Plantes vigoureuses ; de 20 à 28 feuilles larges ; 3 entre nœuds ; plusieurs branches en voie de formation.
	B	» 5.25 centim.
14e	A	» 14 cent. ; de 20 à 30 feuilles bien vertes ; 4 entre-nœuds ; des branches de 2 à 3 centim.
	B	» 5 3/4 ; aucune feuille nouvelle ; un seul entre-nœud ; les feuilles n'ont pas grandi ; plusieurs plantules se couchent.

L'expérience est alors arrêtée. Voici ce qu'elle nous apprend :

Le lot *A*, amidé, a grandi rapidement en multipliant et développant des organes vigoureux, tandis que le lot *B*, *privé d'amides*, ne s'est développé que de 1.75 centim., n'a formé aucun organe nouveau (1) et commence à s'étioler lorsqu'on arrête l'expérience.

Cependant le témoin *C* a indiqué un léger et constant dégagement de gaz carbonique. Ne devait-on pas s'y attendre, puisque la terre a été longuement exposée à la poussière ? Mais les terres de *A* et de *B*, identiques à celle de *C*, c'est-à-dire laissées comme celle-ci à la poussière, ont dû naturellement dégager, elles aussi, pendant toute la durée de l'expérience, une quantité semblable de CO^2.

On s'en assure en soumettant les terres *A* et *B*, privées de leurs plantes, à une épreuve directe de fermentation. La fermentation a lieu ; ces terres dégagent effectivement, l'une et l'autre, environ

(1) Deux ou trois pieds seulement ont fait paraître 2 feuilles nouvelles qui n'ont pas dépassé 2 millim.

Digitized by Google

15 centim. c. de CO^2 par jour (1). L'expérience tout entière a donc eu lieu en présence d'un léger dégagement continu de CO^2 par le sol. *Malgré cela, le lot B ne s'est pas développé, ou n'a donné qu'un développement insignifiant*, tandis que A se développait normalement.

Ainsi, outre la preuve essentielle de la nutrition par les amides, cette importante expérience nous donne encore une réponse claire aux questions qui se posaient au début de ce chapitre, et nous conclurons que :

1° *Un faible dégagement continu de CO^2 n'a pas d'influence sensible sur le développement de plantes vertes mises sous cloche en présence d'une quantité suffisante de baryte*, autrement dit : *une grande surface de baryte, placée autour de la culture, suffit pratiquement pour tenir sous cloche une plante verte en inanition de CO^2 atmosphérique.*

2° *Le CO^2 produit dans le sol n'est pas absorbé par les racines ou s'il est absorbé par cette voie il n'est pas utilisé par la plante verte* (2).

Ces conclusions ont une importance à la fois technique et théorique. Mais surtout, en ce qui nous intéresse plus particulièrement ici, elles donnent une justification supplémentaire aux techniques adoptées pour la préparation de toutes les recherches précédentes. Enfin, jointes à l'expérience même qui leur a donné naissance, les précédentes conclusions garantiraient encore l'exacte inanition en CO^2 et la réelle nutrition par les amides, alors même que des cultures expérimentales seraient moins soigneusement préparées.

(A suivre).

(1) Le carbonate formé a été recueilli, séché et pesé; le CO^2 a été calculé sur ce poids.

(2) On se demandera peut-être d'où vient le CO^2 dégagé par le pot *B*, puisque celui-ci n'a reçu dans sa préparation aucune matière organique amidée. La réponse est simple. La matière organique de la fermentation a été suffisamment procurée par l'abondante poussière reçue par les terres, pendant 5 semaines d'exposition en large surface au contact de l'atmosphère d'un appartement fréquemment balayé à sec. Remarquons d'ailleurs que les terres de *A* et de *C*, malgré leurs amides, n'ont pas fermenté plus que *B*; ce qui prouve indirectement que les amides employées dans nos expériences, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer (Chap. VI, observat. crit. sur la prépar. des terres de culture) ne prennent part à aucune fermentation carbonique.

On peut aussi se demander si les matières organiques fermentescibles apportées par l'abondante poussière n'ont pas été utilisées par les plantes. Il est probable qu'elles l'ont été en partie, comme l'ont été sans doute aussi les produits humiques du terreau (série n° 1) ; mais elles ne l'ont été qu'en faible quantité, comme le prouve l'imperceptible développement de *B*. Ou bien elles étaient trop peu abondantes pour avoir un effet utile, ou bien elles n'étaient pas utilisables dans ces conditions spéciales de nutrition en inanition de CO^2.

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*suite*).

Point végétatif d'*Ampelopsis hederacea*.

Le point végétatif de la Vigne vierge est représenté plus grossi dans la planche relative à cette espèce, fig. 2. En S. nous trouvons trois initiales : une pour l'épiderme *ié*, une pour l'écorce *ic*, une pour le méristème vasculaire *iv*. A droite, près du sommet, après avoir franchi une région où les assises initiales sont encore simples, on rencontre le segment foliaire, appartenant à la feuille qui naîtra après *F1*. La différenciation y est très peu avancée, elle consiste simplement dans un dédoublement des assises *v* jusqu'en *v'*. Les deux premières assises *éc*, *c* restent simples. Dans la Vigne vierge, la première indication de la croissance foliaire consiste donc dans un dédoublement des assises situées au-dessous du méristème cortical, et appartenant au méristème vasculaire. C'est une nouvelle confirmation d'un fait que nous avons rencontré dans tous les exemples étudiés jusqu'ici.

Au dessous de ce premier segment foliaire, on voit une protubérance : elle appartient probablement à une vrille, opposée à la feuille F_2.

Le segment foliaire *F1* se compose d'une feuille *f1* et de son bourgeon axillaire *ba1*, situé au dessus d'elle sur le sommet végétatif. C'est le premier exemple dans lequel nous ayons à noter une disposition aussi curieuse. Dans tout ce segment, dont la limite inférieure est en *li*, l'épiderme est simple ; le méristème cortical n'a également qu'une assise d'épaisseur, sauf dans la feuille *f1* où il se dédouble en *c'*. Le méristème vasculaire du bourgeon *vb* forme un

Digitized by Google

groupe de cellules dont on peut suivre l'origine depuis la troisième initiale *iv*; il est contigu, à sa partie inférieure, à une grande cellule dédoublée *mb*, voisine d'une autre cellule plus grande, qui sont des cellules médullaires et constituent la moelle du bourgeon.

Les régions qui viennent d'être reconnues dans le bourgeon axillaire se continuent dans la feuille *f1* avec la plus parfaite régularité. Le massif vasculaire foliaire *vf* est plus important que celui du bourgeon, et ses rapports avec les cellules médullaires sont différents, ce qui se comprend si l'on se souvient que le plan de symétrie de la feuille *f1* et celui du bourgeon *ba1* sont d'ores et déjà perpendiculaires. Ce massif *vf* du méristème vasculaire foliaire se prolonge inférieurement par des assises *v'*, dans lesquelles les éléments vasculaires allongés commencent à apparaître; mais les cloisonnements qui leur donnent naissance cessent au niveau de *li*, c'est-à-dire à la hauteur du bourgeon axillaire de la feuille *F3*.

Quant aux cellules médullaires, elles forment un groupe compact à la base de tout le segment foliaire, depuis *mb* jusqu'en *mf*. Si on les observe à partir de *mf* on les voit accompagner le méristème vasculaire *vf* en augmentant leur nombre par des cloisons tangentielles : elles constituent en ce point *mf*, la moelle de la feuille.

Il est très facile de suivre, dans la Vigne vierge, le développement de ces cellules médullaires. Elles se distinguent de très bonne heure par leur contenu, renfermant de nombreuses vésicules tannifères ; sur la coupe, les cellules à tanin ont été marquées d'un point.

Les cellules tannifères sont également très nombreuses dans l'écorce et là elles présentent une disposition particulière : elles sont situées dans la zone externe de l'écorce *ce*, qui en est entièrement composée, tandis qu'on les rencontre peu ou point dans la zone interne *ci*.

Développement de la feuille

1. Pétiole. — Dans la Vigne vierge, le pétiole coupé transversalement vers son milieu, montre les faisceaux ligneux disposés en un anneau. A la base de la feuille, cet anneau s'ouvre à sa partie supérieure, comme nous l'avons vu, par exemple, pour le Frêne.

Il est intéressant d'étudier, dans des coupes longitudinales, la manière dont s'organisent et se raccordent les tissus dans la base

Digitized by Google

de ce pétiole. Je prendrai comme sujet la très jeune feuille F_2 de la fig. 56. La figure 57 la représente coupée en long.

Dans sa partie terminale, on reconnaît en *é* son épiderme, en *cs* son tissu cortical supérieur, qui est simple jusque là. Au dessous de *cs* il se dédouble sur une certaine étendue, au-dessous de laquelle le méristème vasculaire présente quelques cloisonnements *f*. Nous avons là une région (f), qui est en rapport avec l'une des folioles.

Le méristème vasculaire de la nervure dorsale est bien indiqué en *vd*.

Mais la partie la plus intéressante se trouve à la face supérieure. Le pétiole est en effet fortement renflé à sa base (*r*). Ce renflement est dû, pour partie, à un dédoublement cortical de la région basilaire *c's*. En outre, en examinant les cellules de la troisième assise, en *vs*, on voit qu'elles sont le siège d'un cloisonnement rapide qui se manifeste par l'apparition d'une longue file tangentielle de cloisons comprise, sur la figure, entre les pointes extrêmes de trait *vs*. C'est dans cette zone de cellules que se différencient les vaisseaux de la partie supérieure de l'anneau vasculaire. Mais il est nécessaire de retenir un point important : c'est que cette bande vasculaire méristématique n'est productrice des vaisseaux que dans la région de l'arc *vs*. Plus bas, en *v'* par exemple, il n'en

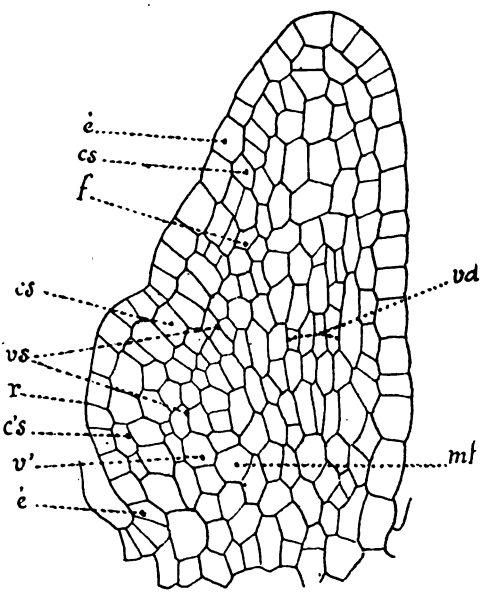


Fig. 57. — *Ampelopsis hederacea*. Jeune feuille coupée longitudinalement. — *é*, épiderme ; *cs*, tissu cortical supérieur ; *f*, ébauche de foliole ; *vs*, partie supérieure de l'arc vasculaire ; *vd*, faisceau dorsal ; *r*, renflement pétiolaire, formé par le développement de la région vasculaire *vs* et de la région corticale supérieure *c's* ; *v'*, cellules vasculaires demeurées à l'état de parenchyme ; *mf*, moelle foliaire. (500/1).

Digitized by Google

est pas de même : les cellules de la troisième assise (vasculaire par origine), ne produisent pas de vaisseaux et restent parenchymateuses. En somme, l'extrémité inférieure du trait *vs* marque le

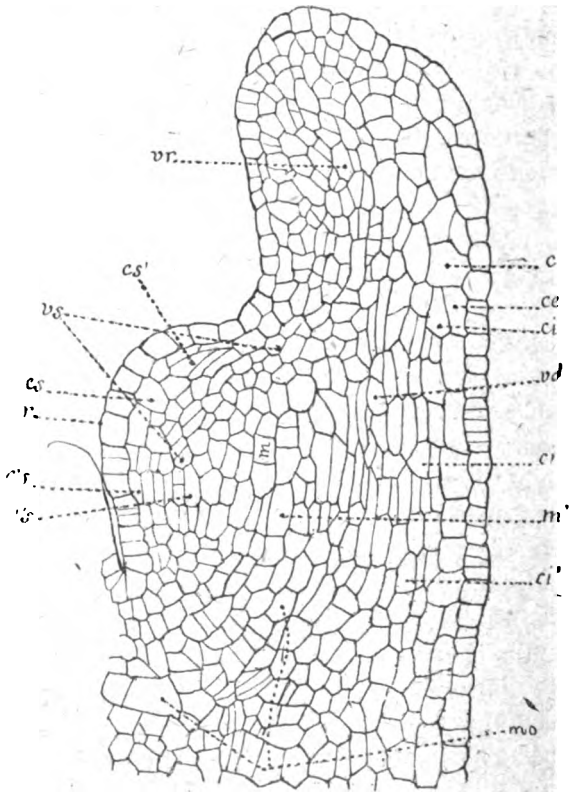


Fig. 58. — *Ampelopsis hederacea*. Pétiole d'une feuille plus âgée, déjà représentée en *F4*. — Mêmes lettres que fig. 56 ; *ce*, zone corticale externe ; *ci*, *ci'*, zone corticale interne ; *mo*, moelle centrale, en continuité avec la moelle foliaire *m* ; *vr*, cloisonnements vasculaires au voisinage de l'insertion des folioles.

point où l'anneau vasculaire du pétiole commence à s'ouvrir pour devenir un arc.

Cette remarque anatomique a son importance, ainsi qu'on va le voir. Lorsque le pétiole est plus développé, comme dans la figure 58, qui représente le pétiole de la feuille *F4* fig. 56, toute la partie renflée du pétiole (*r*) est remplie d'un parenchyme, qui à

Digitized by Google

première vue, peut sembler homogène. Si l'on pratiquait, dans cette base renflée, une série de coupes transversales en partant de l'aisselle foliaire, on trouverait, à la partie supérieure de la coupe, un méristème disposé en séries radiales, et composé des cellules *c's*, *v's* et *m'*. C'est dans ce méristème que M. Bouygues [35] voit l'oririgine de la plage de fermeture de l'arc vasculaire du pétiole. A mesure que les coupes s'éloignent de l'aisselle foliaire, on verrait les premiers éléments vasculaires naître en *vs*, c'est-à-dire dans un méristème analogue au précédent, et à raison même de cette analogie, on pourrait être tenté d'admettre que les faisceaux supérieurs de la feuille naissent dans l'écorce.

Nous avons vu, par l'exemple précédent (fig. 57), qu'il n'en est rien, et que le lieu d'origine de ces faisceaux est une assise du méristème vasculaire. Ici même, fig. 58, il serait encore possible, malgré l'apparence d'homogénéité du massif cellulaire, de retrouver les régions que nous avions distinguées dans la fig. 57. Près de la région axillaire les cellules *v's* du méristème vasculaire supérieur se sont différenciées en un parenchyme semblable au tissu cortical *c's* et passant insensiblement au parenchyme médullaire *m'*, et c'est surtout là que la confusion est possible, quand on s'adresse à un pétiole assez développé. Mais dans la partie supérieure du renflement, les cellules du massif vasculaire *vs* diffèrent des précédentes par leur mode de groupement ; elles sont notamment bien distinctes des cellules corticales, en *cs'* et *cs*, par exemple ; elles forment un massif dont la plus grande épaisseur se trouve entre la cellule corticale *cs* et la cellule médullaire marquée d'un *m*. Ce massif va en s'amincissant vers ses deux extrémités indiquées par les deux traits partant de *vs* : on ne saurait donc y voir autre chose que le développement de la région *vasculaire vs* de la figure précédente.

Notons en passant la continuité de la moelle centrale *mo* et de la moelle foliaire *m* dans cette base foliaire, et en outre, le dédoublement de l'écorce inférieure *c* en une zone externe *ce*, formée d'une seule assise, et une zone interne *ci*, *ci'*, formée de deux ou trois rangs de cellules.

Limbe

Dans les coupes transversales du sommet, on rencontre toujours deux ou trois feuilles dont les cinq folioles apparaissent groupées

Digitized by Google

en arc de cercle autour de leur pétiole commun. L'étude de deux de ces folioles nous montrera les faits suivants :

Une foliole très jeune se compose presque exclusivement de sa côte médiane, avec quelques dédoublements corticaux au dos de la nervure médiane (Fig. 59).

Dans une foliole plus développée, fig. 60, l'écorce est dédoublée sur la surface dorsale *ce*,*ci*; l'écorce supérieure, *cs*, montre quelques cellules dédoublées, en face de la pointe ligneuse du faisceau *c' o*.

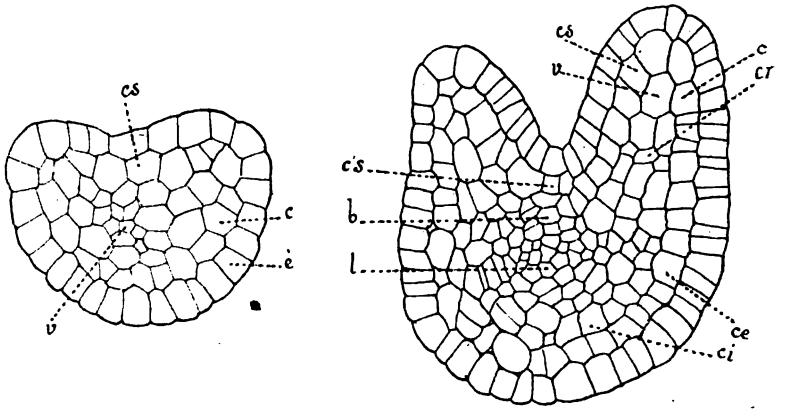


Fig 59. — *Ampelopsis hederacea*. Foliole très jeune. — *é*, épiderme ; *cs*, *c*, tissu cortical ; *v*, tissu vasculaire.

Fig. 60. — *Ampelopsis hederacea*. Foliole. — Mêmes lettres que précédemment ; *b*, bois ; *l*, liber ; *cr*, région de croissance du limbe.

Nous voyons ainsi comment se développent les parties latérales du limbe, qui prolongent chacune des parties de la côte médiane par des cloisonnements centrifuges. Dans la partie latérale de droite notamment, où le méristème cortical *c*, *cs* est formé d'une seule assise, le méristème vasculaire forme une bande médiane *v*, composée très régulièrement de une, deux, puis trois assises de cellules (*v*, *v'*). A ce moment, la zone de croissance maxima est placée en *cr*, c'est à dire à la hauteur du sommet de l'angle formé par l'épiderme de la face supérieure. Nous avons déjà rencontré cette disposition dans la feuille de l'Aristoloche (Fig. 44).

Digitized by Google

Stipules et bourgeon axillaire

Je n'entrerai pas dans de grands détails sur l'anatomie des stipules : à mon avis, cette étude doit être réservée pour le moment où nous nous occuperons de la structure de la tige. Néanmoins il est un point qui peut être dès à présent fixé, c'est celui de l'origine et de la continuité des tissus de la stipule avec ceux du bourgeon. Je prendrai comme exemple le bourgeon *b 4* de la fig. 56.

En raison de l'orientation respective du bourgeon et de la feuille qui le porte, la coupe fig. 61 est perpendiculaire au plan des

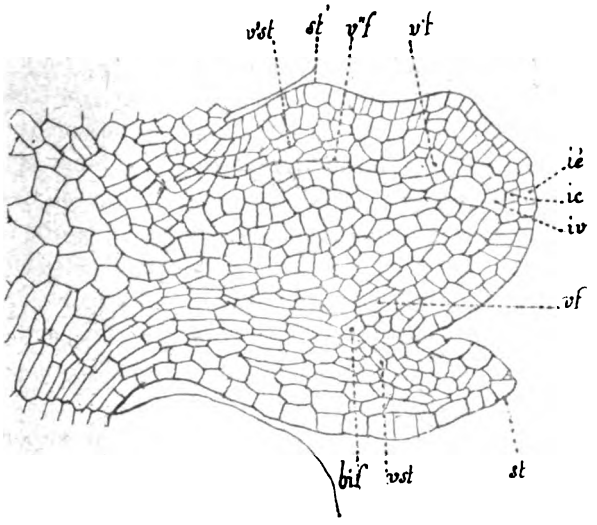


Fig. 61. — *Ampelopsis hederacea*. Bourgeon et stipules. — *ie*, *ic*, *iv*, initiales du bourgeon ; *vf*, *v'f*, méristème vasculaire foliaire : *st*, *st'*. stipules ; *vst*, *v'st*, méristème vasculaire des stipules ; *bif*, bifurcation du méristème vasculaire.

feuilles de ce bourgeon. Nous ne verrons donc pas ces feuilles dans la coupe, puisqu'elles sont soit en avant, soit en arrière du plan de section ; mais nous verrons les stipules, qui sont placées latéralement. Elles seront coupées perpendiculairement à la direction de la mince lame formée par leur limbe.

En fait, dans le jeune bourgeon de la fig. 61, nous ne verrons qu'une stipule, celle qui est opposée à l'axe principal. C'est celle qui se développe la première (*st*) ; l'autre n'est encore qu'à l'état d'émergence très réduite, *st'*.

Digitized by Google

Au sommet du bourgeon, les initiales *ié*, *ic*, *iv* forment trois assises dont les deux supérieures, épidermique et corticale, restent simples en général. La troisième se dédouble, donnant naissance au méristème vasculaire de la feuille *vf*, *vf*. Dans la région de la stipule *st'*, nous pouvons déjà constater que le méristème vasculaire se dédouble et se bifurque en deux branches *v'st*, *v''f*. Cette dernière région est en continuité avec le méristème vasculaire foliaire *v'f*.

Dans la stipule de droite, *st*, les choses sont plus avancées ; la bifurcation du méristème vasculaire *bif* est plus visible. Sa branche foliaire *vf* est en continuité avec la troisième assise initiale ; sa branche stipulaire, *vst*, a soulevé l'épiderme et l'écorce et a formé l'oreillette stipulaire *st*.

Résumé.— Dans l'*Ampelopsis*, l'origine des tissus a toujours pour point de départ l'organisation foliaire ; au sommet, on trouve trois assises initiales, la troisième se dédouble tangentiellement et donne le méristème vasculaire du segment foliaire. Ce segment se compose d'une feuille et d'un bourgeon axillaire placés l'une au dessous de l'autre d'une façon caractéristique. Après que la feuille a pris la valeur d'une émergence, le méristème cortical se dédouble en une zone externe, tannifère et une zone interne. La moelle est différenciée de très bonne heure, mais n'a pas d'initiales particulières : elle apparaît avec ses caractères propres au moment où se produit la première différenciation foliaire

Dans les pétioles, les faisceaux situés à la partie supérieure de l'arc vasculaire naissent aux dépens de cellules appartenant au méristème vasculaire.

Cet exemple est remarquable par la continuité parfaite des tissus dans tous les membres de la plante.

(A suivre).

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

Digitized by Google

SUR LES MEMBRANES CUTINISÉES DES PLANTES AQUATIQUES

par L. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE

On sait que le développement de la cuticule est généralement en rapport avec la sécheresse du milieu ambiant : les plantes qui présentent dans leur épiderme les couches cutinisées les plus développées sont celles qui vivent dans les milieux les plus secs, en présence de l'atmosphère la moins riche en vapeur d'eau ; on applique à ces espèces la qualification de plantes xérophiles. En opposition à ce type spécial on met les plantes hygrophiles, c'est-à-dire les espèces qui vivent en contact plus ou moins immédiat avec l'eau ; celles-ci parmi leurs caractères anatomiques les plus marqués offrent la particularité d'avoir un épiderme à paroi externe peu ou pas épaissie, recouverte d'une cuticule très mince, quelquefois difficile à mettre en évidence, mais qui ne manque cependant jamais. Les plantes aquatiques qui vivent plus ou moins complètement submergées présentent éminemment ce caractère et se montrent comme l'extrême opposé des espèces xérophiles.

On peut se demander si la cuticule en réduisant son épaisseur et en se développant au contact de l'eau à l'état liquide a conservé chez ces plantes sa constitution chimique complète telle qu'on la connaît dans le reste du règne végétal. Les observations qui suivent ont pour but de répondre à cette question.

Les espèces qui ont été étudiées à ce point de vue spécial sont : *Ranunculus fluitans* L., *Caltha palustris* L., *Nymphæa alba* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Hottonia palustris* L., *Elodea canadensis* Rich., *Potamogeton densus* L., *Glyceria spectabilis* M. et K. et *Equisetum limosum* L. Ces espèces sont réparties dans différents groupes de plantes vasculaires, de façon que les résultats acquis peuvent être considérés comme généraux.

Comme il s'agissait d'étudier des membranes ayant subi des modifications secondaires (cutinisation, lignification, etc.,) je me

Digitized by Google

suis attaché d'abord à déterminer la nature des substances secondaires, puis celles des substances fondamentales.

La première et la plus importante des substances secondaires des membranes cutinisées est la cutine. On peut la déceler à l'aide de trois réactifs différents : en première ligne se place l'orcanette acétique (Guignard) ; dans les cas ordinaires et sur le frais ce colorant ne se fixe que sur les membranes bien cutinisées. Vient ensuite le Soudan III en solution dans l'alcool absolu, qui colore également bien la cuticule en rouge orangé ; mais ce réactif donne fréquemment une coloration rose pâle aux éléments du bois et du sclérenchyme et semble, par le fait même, moins spécial à la cutine. J'ai aussi employé la safranine en solution aqueuse à 0,25 ou 0,50 °/₀, en ayant soin de laver ensuite les coupes à l'eau ou à l'alcool faible jusqu'à décoloration complète des parenchymes. Ce réactif colore en rouge orangé les membranes cutinisées, mais il a aussi la propriété de colorer les membranes lignifiées en rouge cerise. On doit le considérer comme moins caractéristique que l'orcanette acétique et il est toujours prudent de ne l'employer que parallèlement aux deux réactifs précédents.

L'étude de l'épiderme des plantes aquatiques faite à l'aide de ces trois réactits montre que l'extrême périphérie de la membrane externe se colore toujours fortement suivant une ligne extrêmement mince, mais absolument nette. C'est cette ligne ou lame externe qui est considérée ordinairement comme étant la cuticule. L'emploi de grossissement de 1.000 à 1.200 diamètres m'a permis une précision plus grande. On distingue à l'aide de ces grossissements une lame externe mince qui, par une certaine mise au point, paraît séparée nettement du reste de la cuticule par une mince bande incolore à peu près de même épaisseur. En faisant varier lentement la mise au point et en éloignant l'objectif de la préparation, on voit peu à peu la bande colorée se rapprocher de la cuticule et venir s'accoler avec celle-ci. J'ai cru d'abord à l'existence objective de la lame incolore et réfringente d'autant plus qu'à l'extérieur de la lame colorée on aperçoit également une étroite bande plus réfringente que le milieu où se trouve la préparation.

Cependant eu égard à l'impuissance absolue où j'ai été jusque maintenant de colorer par un réactif quelconque les deux bandes réfringentes, je me suis vu obligé d'admettre, au moins provisoi-

Digitized by Google

rement, qu'il n'y a là qu'une apparence dué à une mise au point spéciale. Toutefois l'existence de la mince lame externe colorée par les réactifs de la cutine plus fortement que la cuticule elle-même, et se teintant comme on le verra plus loin par certains réactifs qui ne se fixent que peu ou pas sur la cuticule, n'est pas niable, et je lui ai donné le nom d'épicuticule qu'elle doit à sa position superficielle.

L'épicuticule ne fait défaut chez aucune des plantes aquatiques que j'ai étudiées et citées plus haut, et elle se retrouve dans toutes les plantes terrestres que j'ai pu examiner.

Le reste de la membrane externe cutinisée, constituant la cuticule proprement dite est réduit chez les plantes aquatiques à fort peu de choses et même dans le *Hottonia palustris* je n'ai rien trouvé de cutinisé en dehors de l'épicuticule. La cuticule du côté interne se fond rapidement avec les couches sous-jacentes très faiblement cutinisées et qui peuvent être assimilées souvent aux couches cuticulaires.

Les poils sont rares chez les plantes aquatiques, toutefois on peut observer chez le *Nymphæa alba* et le *Hottonia palustris* de gros poils massifs en tête, sur la membrane externe de ces organes on peut observer une mince lame pas tout à fait externe qui se colore bien par les réactifs de la cutine et qui m'a paru prolonger à la surface externe l'épicuticule des cellules épidermiques. Je n'ai pu observer aucune lame colorée plus interne qui fut équivalente à la cuticule proprement dite.

La cutine n'est pas la seule substance accessoire qui se trouve dans la cuticule. Dans un autre travail (1) j'ai fait voir que la membrane épidermique présente avec les réactifs de Schiff et de Tollens, les liqueurs de Fehling ou de Pasteur, les mêmes réactions que les corps de nature aldéhydiques. Sans être encore bien édifié sur la nature du composé en question, on peut se demander s'il se retrouve dans les plantes aquatiques. J'ai constaté sa présence dans toutes les espèces examinées et sa répartition est la même que celle de la cutine ; l'épicuticule en présente donc fortement les réactions, la cuticule en contient un peu moins et les couches cuticulaires très peu.

(1) Bull. de la Soc. bot. de France, T. L., p. 268 (1903).

Digitized by Google

Une troisième série de substances secondaires se rencontre avec les corps précédents, dans les mêmes membranes et distribuées de la même façon, ce sont les substances azotées. Faute de pouvoir mieux préciser, je comprends sous cette dénomination trop vague certainement les corps qui amènent sur certaines membranes la fixation du bleu de méthylène, du vert d'iode, du brun Bismark. Toutefois il faut observer que ces colorants se fixent d'abord indifféremment sur tous les tissus, et qu'il faut traiter ceux-ci ensuite par l'alcool hydraté qui ne laisse persister la coloration que sur certaines membranes. Il faut ajouter aux réactifs précédents la fuchsine ammoniacale qui paraît avoir le même rôle (1).

On sait que l'épiderme ainsi que les tissus lignifiés présentent la réaction commune aux phosphates et aux silicates, par le molybdate d'ammoniaque (2); l'épiderme des plantes aquatiques ne montre pas d'exceptions sous ce rapport.

Enfin certains épidermes présentent les réactions de la lignine c'est-à-dire qu'ils se colorent en rouge ou en rose par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique, en violet par l'orcine en solution chlorhydrique, en jaune par le sulfate d'aniline. Mais je n'ai pu obtenir aucune de ces réactions sur la cuticule et l'épiderme des plantes aquatiques, sauf dans quelques cas, chez le *Nymphæa alba* et le *Glyceria spectabilis*.

Les plus importantes parmi les substances secondaires de la membrane épidermique étant connues et délimitées dans leur distribution, il reste à déterminer quelles sont les substances fondamentales qui leur servent de substratum.

Il faut placer ici en premier lieu les composés pectiques qui sont mis en évidence par le rouge de Ruthénium (Mangin) en solution aqueuse au 1/5000. J'ai employé aussi d'autres réactifs tels que le bleu de molybdène (3), le perchlorure de fer et le ferrocyanure de potassium, l'acétate de cuivre et ce même ferro-cyanure, l'acétate de plomb et le bichromate de potassium (4). Procédés Petit). A l'aide de ces réactifs j'ai toujours pu colorer fortement

(1) Revue générale de Botanique, T. XV, p. 149 (1903).

(2) Bull. de la Soc. bot. de France, T. XLIX, p. 183 (1902).

(3) Assoc. franç. pour l'avancement des Sciences. Congrès de Montauban, (1902).

(4) *Bull. de la Soc. bot. de France*, T. L. (1903).

Digitized by Google

l'épicuticule, et moins bien la cuticule proprement dite, lorsque celle-ci a atteint une épaisseur suffisante pour être observée. En dedans de la cuticule, le reste de la paroi épidermique externe se colore encore assez fortement, mais les teintes vont en diminuant de l'extérieur à l'intérieur, et la portion de la membrane qui limite la cavité cellulaire ne se colore généralement pas. La proportion des composés pectiques va donc en diminuant de l'extérieur à l'intérieur. C'est l'inverse exactement que l'on obtient pour la cellulose (iode et acide phosphorique ou sulfurique). Les proportions de cette substance qui fait défaut à l'épicuticule et à la cuticule, vont en augmentant du dehors au dedans et la lame de bordure de la cavité cellulaire en est probablement uniquement formée.

Je ne suis arrivé à aucune certitude sur la présence de la callose dans l'épiderme, car s'il est vrai que le bleu d'aniline en solution acide se fixe fort bien sur l'épicuticule et la cuticule, l'acide rosolique ne colore que faiblement ces membranes et seulement en jaune brun et non en rose.

Telle est la composition de la membrane externe de l'épiderme chez les plantes aquatiques.

Mais la cutinisation n'est pas limitée chez ces plantes uniquement sur ce point. D'autres lames *cutinisées* se retrouvent plus profondément situées : elles mériteraient par suite de leur position profonde la qualification de lames *subérifiées ;* mais comme entre la subérine et la cutine on ne connaît pas de différence vraiment sensible, je ne crois pas qu'il y ait intérêt à séparer les deux substances.

Les lames cutinisées internes chez les plantes aquatiques sont en grande partie dans une position similaire à celle des lames externes (cuticule). On sait en effet que ces plantes possèdent une atmosphère interne dont l'existence est nécessitée par leur vie à l'état submergé. Cette atmosphère interne est enfermée dans des lacunes aérifères, et c'est dans les parois des cellules en contact direct avec les lacunes qu'on peut observer la cutinisation de la membrane.

Des difficultés particulières se présentent dans l'observation de ces portions cutinisées : d'abord elles sont excessivement minces ; de plus les cellules font toujours saillie plus ou moins irrégulièrement dans la lacune, de sorte que leur surface libre représente plus

Digitized by Google

ou moins une portion de sphère et la mise au point est toujours difficile dans ce cas.

D'autre part toutes les plantes examinées ne m'ont pas paru munies de cette cuticule interne : je l'ai observée dans les *Ranunculus fluitans, Nymphæa alba, Myriophyllum spicatum, Hottonia palustris, Elodea canadensis, Glyceria aquatica.* Il m'est resté des doutes en ce qui concerne le *Caltha palustris* et l'*Equisetum limosum.* On voit cependant que la majorité des plantes observées est munie de ces lames cutinisées internes. Il arrive quelquefois que l'un des réactifs de la cutine colore moins bien que les deux autres les parois en question, ce qui semblerait impliquer une différence avec la cutinisation de l'épiderme ; mais peut-être aussi n'y a-t-il là qu'une imperfection de la technique.

La cuticule interne apparaît, lorsqu'elle est bien colorée, sous forme d'une lame mince recouverte du côté de la lacune par une autre lame incolore, dont l'existence objective n'est peut-être pas réelle, et la cuticule interne paraît être équivalente à l'épicuticule. Elle se prolonge même à la surface des poils internes lorsque ceux-ci existent, comme chez le *Nymphæa alba*, et les choses ne se passent pas ici autrement que dans les poils tecteurs externes des plantes aériennes.

La cuticule interne est rarement lignifiée (poils de *Nymphæa alba)*, mais on y retrouve les réactions des corps aldéhydiques et des corps azotés mais non d'une façon constante. Ici peut-être encore faudrait-il incriminer les imperfections de la technique et les difficultés de l'observation.

Enfin, plus rarement, on observe une cutinisation irrégulière de l'épiderme, par exemple chez le *Nymphæa alba*, où l'on voit des cellules épidermiques isolées ou groupées, cutiniser entièrement leurs parois sauf la lame qui borde la cavité cellulaire. Parfois même ce processus s'étend à des cellules sous-jacentes à l'épiderme. Il est vraisemblable que ce phénomène se rattache à ceux plus généraux de la cicatrisation ; les cellules ainsi cutinisées (subérifiées) seraient des cellules mortes.

L'*Elodea canadensis* laisse voir dans son épiderme une sorte de cuticule interne bordant la cavité de certaines cellules. C'est une lame mince et continue qui paraît occuper la même position que la lame subérifiée des cellules à cristaux dans certaines monocotylé-

Digitized by Google

dones (*Agave*, *Yucca*, etc). Je n'ai pas observé de contenu particulier dans ces cellules. Parfois des éléments de l'écorce m'ont montré la même particularité.

Il faudrait encore pour être complet placer parmi les tissus cutinisés des plantes aquatiques, l'endoderme. Mais je me propose de revenir dans une note spéciale sur ce tissu particulier.

En résumé, l'épiderme des plantes aquatiques, au point de vue de sa composition chimique, est formé fondamentalement de composés pectiques dont la proportion va en diminuant de l'extérieur à l'intérieur, et de cellulose qui est en proportion inverse des composés pectiques. Dans la portion *purement pectique* de la membrane il se forme des substances secondaires, cutine, aldéhyde, corps azotés, phosphates ou silicates, et parfois, mais rarement, lignine.

Dans les portions cutinisées on peut distinguer une lame périphérique, l'épicuticule, sous laquelle se différencie ensuite une cuticule mince passant insensiblement à des couches cuticulaires.

Il se produit ordinairement aussi une épicuticule au voisinage des lacunes aérifères : la lame cutinisée dans ce cas équivaut à l'épicuticule externe, au point de vue morphologique et au point de vue chimique.

Enfin une cutinisation irrégulière peut avoir lieu chez certaines plantes, et dans ce cas les lames cutinisées ont la même constitution que les précédentes (1).

(1) Laboratoire d'Histoire naturelle de l'Ecole de Médecine et de Pharmacie de Reims.

Digitized by Google

LES CONDITIONS EXTÉRIEURES

ET

LA REPRODUCTION CHEZ QUELQUES GROUPES DU RÈGNE VÉGÉTAL

(Analyse des Travaux de G. KLEBS)

par M. G. SELIBER (*Suite*).

Nous avons vu que divers changements du milieu extérieur peuvent exciter le processus de la reproduction, mais notre exposé n'a pas épuisé tout le problème ; il y aurait encore beaucoup de changements à noter si un plus grand nombre d'espèces avait été mieux étudié sous ce rapport. Toutefois, étant donnés nos moyens d'expérimenter, il nous est encore impossible de trouver une culture favorable à un grand nombre d'organismes.

Pour résumer nous dirons avec Klebs : « Si nous observons les faits déjà connus, nous voyons alors des différences assez marquées entre les Algues vertes d'un côté et les plantes non vertes : Champignons, Bactéries, Myxomycètes de l'autre côté. Ces résultats qui sont la conséquence de modifications différentes de la nutrition s'accentuent encore si nous comparons les Algues aquatiques avec les Champignons terrestres. La formation des zoospores chez les Algues présente une plus grande diversité ; des différences spécifiques se montrent même très distinctement chez les espèces du même genre, par exemple chez les *Œdogonium*. Certains caractères communs distinguent les Algues habitant les mêmes stations. C'est ainsi que les Algues des eaux courantes forment des zoospores quand on les transporte dans l'eau stagnante, et celles qui vivent sur la terre humide ou sur l'écorce se reproduisent quand on les met dans l'eau. Tandis que la reproduction asexuelle est soumise chez diverses Algues à des facteurs différents, la reproduction sexuelle est soumise pour l'essentiel aux mêmes facteurs chez toutes les Algues ; la fructification des Champignons, d'orga-

Digitized by Google

nisation plus complexe, montre aussi des caractères communs » (n° 9, p. 485).

En résumé, ce sont toujours les mêmes conditions extérieures qui sont nécessaires pour la croissance comme pour les différentes formes de la reproduction ; nous ne pouvons pas affirmer qu'il y ait des facteurs spécifiques pour l'un ou pour l'autre de ces différents phénomènes. La diversité peut être due aux différences quantitatives des conditions extérieures. Les faits cités plus haut le montrent suffisamment.

Selon mon opinion, dit Klebs : « la cause décisive pour l'apparition des organes de la reproduction remplaçant la croissance se trouve dans les changements quantitatifs des conditions extérieures générales qui ont la même importance pour tous les processus de développement » (n° 9, p. 487).

Mais comment se fait cette influence des conditions extérieures sur les fonctions vitales de la plante ? Ici, nous devons esquisser quelques suppositions sur lesquelles s'appuie Klebs. Comme objet de nos recherches nous prenons les espèces végétales, le mot espèce est employé ici dans le sens que lui donne de Vries, c'est-à-dire dans le sens d'espèce élémentaire. Les espèces possèdent des caractères qu'elles transmettent à leur descendance lors de la multiplication. Pour obtenir une espèce élémentaire on prend chez les Algues ou chez les Champignons une cellule ou un filament et on les laisse se multiplier ; chez les plantes plus élevées, il est bon de prendre pour les recherches un seul individu qu'on fait se multiplier d'une manière végétative (dans le cas où nous n'avons pas pour but la recherche de la reproduction sexuelle). Si l'objet de nos recherches est une cellule ou un groupe de cellules, par exemple un point végétatif, alors tous les caractères de l'espèce se trouvent en germe dans la cellule unique ou le groupe de cellules. On peut désigner ces caractères comme des aptitudes ou d'après Driesch des *puissances génératrices*. Qu'on se représente ces puissances génératrices comme attachées à une substance d'une composition chimique ou physique complexe ; cette substance avec ses puissances génératrices dues à la structure et à la disposition de ses parties et aurait une composition constante par chaque espèce, et c'est cela qui sert à définir la *structure spécifique*. Cette notion est, d'après Klebs, un cas spécial de la notion de substance,

Digitized by Google

par laquelle notre pensée exprime « ce qui persiste dans le cours des phénomènes. » En chimie la notion de substance se trouve liée à la structure moléculaire. Les aptitudes spécifiques qui, selon notre pensée, sont attachées à la structure d'un corps chimique ou d'une plante quelconque, se réalisent et deviennent perceptibles à nos sens sous l'influence de certaines causes extérieures.

Mais ce n'est pas sur la structure spécifique que les conditions extérieures exercent leur influence ; nous avons encore un intermédiaire constitué par les conditions intérieures ; par ces dernières nous comprenons la quantité et la qualité des subtances qui se trouvent dans les cellules, telles que les différentes formes de ferments, les qualités physiques du protoplasma, du suc cellulaire, de la membrane, etc. Ce sont ces conditions intérieures, dont les qualités ont d'une part été héritées des générations précédentes et dépendent d'autre part des conditions extérieures, qui ont une influence sur la structure spécifique. Nous avons ainsi pour l'étude une plante en voie de développement deux grandeurs variables ; les conditions intérieures et les conditions extérieures et une grandeur invariable : les capacités spécifiques.

Pour donner une idée plus claire de ce que Klebs entend par structure spécifique, laissons cet auteur s'expliquer lui-même dans les termes précis que nous trouvons dans ses ouvrages : « Peut-on rapporter la notion de structure spécifique à la notion générale de substance, comme je l'ai fait ? (n° 8, n. 3) je ne veux pas toucher ici à cette question (1). Si l'on veut, on peut considérer la notion de structure spécifique seulement comme une notion auxiliaire de notre pensée, parce qu'il nous est nécessaire de supposer pour chaque espèce quelque chose d'invariable qui détermine son essence. Cette essence devient un phénomène réel sous l'action de conditions qui pour la structure elle-même peuvent être désignées comme conditions extérieures. On ne peut pas vérifier l'hypothèse d'une structure invariable. Quoique des formes bien déterminées apparaissent inévitablement sous l'influence de conditions constantes et déterminées, cela ne résout en rien la question de savoir dans quelles limites sont possibles des variations dans des conditions

(1) Comparer avec Driesch : Kritisches und Polemisches (Biologisches Centralblatt, vol. XXIII, 1903).

Digitized by Google

variables. La variabilité de la structure est encore une supposition nécessaire pour la formation de nouvelles espèces » (n° 9, p. 291.)

Sur les rapports entre la structure spécifique et le monde extérieur, Klebs s'exprime ainsi : « Ma supposition est la suivante : la structure des plantes qui possède à l'état latent tous ses caractères visibles ne contient rien qui puisse déterminer le processus de son développement. En dernier ressort c'est le monde extérieur qui décide laquelle des différentes formes de développement sera réalisée » (n° 9, p. 298).

Klebs faisait la même supposition dans ses premières recherches sur l'Hydrodictyon, car il disait : « Le résultat le plus important de mes recherches consiste à ce que le *réseau d'eau* ne montre aucune alternance déterminée des générations sexuelles ou asexuelles ; généralement il n'existe pas de générations particulières ayant telle ou telle forme de reproduction, mais chaque cellule du réseau possède plutôt à l'état latent les deux formes et ce sont les conditions extérieures qui déterminent l'apparition de tel ou tel mode de reproduction. On peut, jusqu'à un certain point, comparer les cellules aux substances allotropiques comme le soufre, salpêtre, etc., qui peuvent se rencontrer sous plusieurs formes et ce sont les conditions extérieures qui déterminent la réalisation de l'une ou de l'autre de ces formes. Cette comparaison veut simplement dire que dans les deux cas le pouvoir d'apparaître sous deux formes différentes dépend de la nature spécifique inexplicable de la cellule ou du corps chimique, mais que la détermination de la forme dans laquelle le corps apparaîtra dépend du monde extérieur.

Nous avons dit plus haut que le monde extérieur n'exerce pas son influence directement sur la structure spécifique de la plante ; tous les processus de développement sont les résultats de l'influence des conditions intérieures sur la structure spécifique ; mais les conditions internes elles-mêmes dépendent directement du monde extérieur, c'est-à-dire des conditions externes. Comment se réalise cette influence des conditions extérieures sur les conditions intérieures ?

Nous voulons rapporter brièvement ce que Klebs dit des rapports entre ces deux sortes de conditions, sans empiéter sur les théories de la chimie physique qui servent de base aux observations de Klebs et sans entrer dans les détails qui se produisent

Digitized by Google

quand une Algue ou un Champignon passe de la croissance à la reproduction, nous ne donnerons ici que le résumé d'un des chapitres du travail de Klebs.

Nous avons déjà vu que les différents processus du développement d'une espèce sont toujours produits par le changement quantitatif d'un ou de plusieurs facteurs pris dans l'ensemble des conditions du monde extérieur, conditions qui jouent un rôle dans tous les processus vitaux. Les changements externes ont pour conséquence des changements quantitatifs internes, qui produisent l'ensemble des conditions intérieures spéciales pour la réalisation d'un processus déterminée. Parmi ces dernières, la concentration des substances dissoutes dans le protoplasme et le suc cellulaire ont une grande importance. Cela ne veut pas dire qu'elles sont les seules conditions essentielles ; mais on peut dans ce cas montrer d'une manière évidente comment la concentration peut être changée par l'augmentation ou la diminution de la nourriture, de la lumière, de l'eau, de l'oxygène et de la température, comment ces changements ont une influence sur la vitesse et l'intensité des phénomènes chimiques : ces derniers ont, à leur tour, pour conséquence les changements de l'imbibition de la tension osmotique, de la tension superficielle dans la cellule, etc., etc.

Nos connaissances ne sont pas encore assez étendues pour que nous puissions apprécier la diversité des influences mutuelles de toutes les modifications cellulaires, mais cela nous fait au moins comprendre comment nous pouvons au moins, d'après ces considérations, nous représenter comment un même processus de développement peut être déterminé par différents changements extérieurs et intérieurs.

III. PHANÉROGAMES

Nous allons nous occuper maintenant des Phanérogames et nous essaierons de montrer comment on peut, en exposant une plante à l'influence de certaines conditions extérieures, supprimer la floraison et tenir la plante dans un état de végétation ininterrompue, en d'autres termes nous voulons nous occuper de la métamorphose des inflorescences aux points végétatifs.

Cette métamorphose s'obtient par deux moyens : on peut pren-

Digitized by Google

dre de jeunes rameaux, où tout est à l'état latent et trouver les combinaisons des conditions nécessaires pour obtenir une fois un rameau feuillé, l'autre fois une inflorescence; on peut aussi essayer de transformer des inflorescences déjà différenciées en rameaux végétatifs.

La première méthode avait été employée par Klebs avec succès chez *Mœhringia trinervia et Glechoma hederacea*. *Mœhringia trinervia* est une plante annuelle typique ; de sa germination à la fructification et à la mort, sa vie ne dure que quelques semaines ; les points végétatifs des rameaux principaux et des rameaux latéraux

Fig. 1. — *Myosotis palustris*. Bouture faite avec une inflorescence, placée dans l'air humide sous une cloche, à un éclairement moyen à partir du 22 avril. — A, premier stade, 20 mai ; une petite feuille est née à l'extrémité enroulée de l'inflorescence. — B, second stade, 29 mai ; une pousse végétative s'est développée ; les dernières fleurs, nées au-dessous, ont acquis un pétiole allongé et n'ont pas fructifié.

finissent leur existence après une courte végétation en formant des fleurs. Mais si l'on cherche à les mettre dans des conditions favorables, du moins pour l'été, en transférant les rameaux supérieurs (comme rejetons) dans des terres bien fumées et n'ayant pas encore servi, les rameaux végétatifs prolongent leur végétation sans fournir de fleurs. Il y a encore un autre moyen de supprimer la floraison ; sur les rameaux en bonne voie de croissance de *Myosotis palustris* le sommet forme une inflorescence ; mais si l'on cultive les plantes dans un espace humide, clos, alors on n'obtient pas de floraison, mais une croissance végétative prolongée (fig. 1).

(*A suivre*).

Digitized by Google

SUR LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES A CHLOROPHYLLE,

A L'ABRI DU GAZ CARBONIQUE DE L'ATMOSPHÈRE,

DANS UN SOL AMIDÉ, A DOSE NON TOXIQUE,

par M. Jules LEFÈVRE (*Fin*)

X

SUR L'ACCROISSEMENT DE POIDS SEC DES PLANTES VERTES DÉVELOPPÉES A LA LUMIÈRE, EN INANITION DE CO^2, DANS UN SOL ARTIFICIEL AMIDÉ.

La plante verte mise à la lumière peut se développer, en inanition de gaz carbonique, dans un sol artificiel amidé.

Telle est la proposition fondamentale qui résulte des recherches présentées dans les chapitres précédents (VII et IX).

Mais, de quelle nature est ce développement ? S'agit-il bien d'une création de tissus, sinon identiques, du moins de même ordre que ceux de la plante qui grandit dans son milieu normal ? La plante a-t-elle réellement fait synthèse de matières organiques et organisées nouvelles ? Ou bien, au contraire, dans cette croissance évidente d'une plante verte, en inanition de CO^2, ne s'agirait-il, par hasard, que d'une augmentation artificielle de volume et de poids, par une poussée aqueuse, simple phénomène d'endosmose et de turgescence exagéré, comme nous en offrent les plantules développées dans les germinations à l'obscurité ? Il est nécessaire de le savoir pour donner aux expériences précédentes leur réelle signification.

Disons-le tout de suite, cette dernière hypothèse est *à priori* invraisemblable et doublement illogique. En effet : 1° On a vu que l'examen histologique révèle chez les plantes développées en sol artificiel amidé, sans CO^2, la multiplication de tissus normaux ; la

Digitized by Google

seule différence avec le témoin à l'air libre consistant dans une légère diminution de chlorophylle et de tissus ligneux, dans une augmentation des tissus conjonctifs. Il y a donc eu multiplication cellulaire normale. 2° La contre-épreuve expérimentale a montré que chez les mêmes plantes, en sol *non amidé*, le développement ne se fait plus, ou se réduit à des proportions insignifiantes. S'il s'agissait d'une poussée aqueuse, la présence ou l'absence de deux millièmes d'amides dans le sol renverserait-elle ainsi, à elle seule, le mécanisme osmotique total de la plante ? La croissance apparaît donc bien déjà comme une véritable synthèse, comme un travail de nutrition.

Cependant pour écarter tout équivoque, pour atteindre le maximum d'évidence et de certitude, il y a lieu de comparer les poids secs des plantes étudiées, avant et après leur développement sous cloche.

Si les poids secs ne changent pas, la croissance n'a été qu'une poussée aqueuse ; au contraire, s'ils augmentent, la croissance est bien le fait d'une création de matière : le carbone des amides a été assurément utilisé.

Voici donc, à ce sujet, deux études, l'une sur Cresson, l'autre sur Basilic. Elles ne laisseront subsister aucun doute.

I° *Epreuve sur Cresson* (juillet-août 1905). — Deux pots *A* et *B* contiennent terre artificielle (sable et mousse) minéralisée comme d'usage. *A* contient le mélange connu d'amide ; *B* ne le contient pas. Chacun des pots reçoit 40 graines de Cresson.

Après trois semaines de développement normal à l'air libre (avec les précautions décrites) on pèse 20 plantules de *A* et 20 plantules de *B*, préalablement séchées pendant trois jours dans l'étuve sèche à 45°.

Chaque plantule moyenne de *A* ou de *B* pèse 0 g. 002. Les pots contenant encore chacun 20 plantules sont mis sous cloche en présence de la baryte, selon technique usuelle, pendant 8 jours.

Comme on devait s'y attendre les plantules de *A* se sont développées (1) ; celles de *B* n'ont pas grandi.

(1) Les plantules mises en inanition étaient encore un peu faibles pour bien surmonter la crise sous cloche ; leur développement n'a pas été aussi rapide que dans les précédentes expériences ; mais il a eu lieu, et cela suffit.

Digitized by Google

On les sèche les unes et les autres à l'étuve à 45°, et on détermine les poids secs.

Le résultat est clair. Il se résume dans le tableau suivant :

Poids sec de 20 plantules	avant la mise sous cloche		0g.044
	Après 10 jours d'inanition de CO^2	en sol non amidé (*B*)	0.048
		en sol amidé (*A*)	0.130

Le poids sec a presque triplé.

IIe *Epreuve sur Basilic* (juillet-août 1905). — Cette expérience est peut-être encore plus significative. Les deux lots *A* et *B* ont été préparés comme ceux de l'expérience précédente. Après un beau développement à l'air libre, sous abri, les plantes seront portées sous cloche, ayant les conditions exigées de taille et de vigueur. Le lot *A* offre 8 belles feuilles par pied et mesure 4 centim. Le lot *B* atteint 4,5 centim. et présente également 8 belles feuilles par pied. On pèse alors un lot de 10 plantules de *A* et de 10 plantules de *B*, après les avoir séchées trois jours à l'étuve. Chaque plantule moyenne de A ou de B, pèse 0 g. 01.

Les pots contenant encore chacun 10 plantules sont mis en inanition, en présence de la baryte sèche. En 14 jours, le lot *A* grandit de 4 à 15 centim., en élevant le nombre de ses feuilles de 8 à 32, et formant des plantes vigoureuses ; *B*, sans amides, ne s'est développé que de 1,75 centim., le nombre de ses feuilles n'a pas augmenté ; ses organes sont restés grêles.

On détermine alors les poids secs de ces deux lots ; le tableau suivant résume l'expérience :

Poids sec de 10 plantules de basilic	avant la mise sous cloche		0g.1
	Après 14 jours d'inanition de CO^2	en sol non amidé (*B*)	0.12
		en sol amidé (*A*)	0.35

Le poids sec a été plus que triplé. L'une des plantules a même sextuplé son poids. Donc :

La croissance des plantes vertes en sol amidé, à l'abri de CO^2, est accompagnée d'une augmentation rapide de poids sec que n'ont pas les plantes mises en sol non amidé. Il s'agit donc bien, non d'une poussée endosmotique, mais d'un réel travail de synthèse.

Digitized by Google

XI

SUR LE ROLE DE LA LUMIÈRE DANS LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES VERTES, A L'ABRI DU CO^2, EN SOL AMIDÉ

Premiers essais de culture à l'obscurité.

Une question se pose maintenant. Le travail de nutrition que nous venons d'étudier, est-il une fonction de synthèse générale du protoplasma végétal, analogue au travail nutritif des champignons? Ou bien s'agit-il d'une fonction chlorophyllienne, se produisant à la lumière, cessant à l'obscurité?

L'expérience peut seule trancher cette question (1).

Etude sur Cresson (juillet-août 1905). Les deux pots *A* et *B* de terre artificielle habituelle minéralisée par formule de Detmer et arrosée d'eau distillée, ont reçu le même mélange amidé (0 gr. 8 pour 300 de sable calciné et de mousse).

Dans chacun on a semé 40 graines de Cresson.

Au bout de 3 semaines de développement à l'air libre, on pèse un lot de 10 plantules de *A* et un lot de 10 plantules de *B*, séchées 3 jours à l'étuve.

Puis les pots contenant encore chacun 30 plantules sont portés sous la cloche en présence de la baryte. Mais tandis que *A* est laissé en belle lumière diffuse, *B* est privé de lumière, grâce à un épais capuchon de drap noir, et laissé dans un coin obscur.

Le lot *A* s'est développé ; au contraire, B s'est rapidement étiolé, refusant toute croissance, et ses plantules se sont couchées après 7 jours de cloche à l'obscurité. On détermine alors de nouveau les poids secs pour 10 plantules de A et 10 plantules de B.

On obtient le résultat suivant :

Poids sec de 10 plantules	*A* et *B* au moment de la mise sous cloche. . .		0g.03
	Après sept jours d'inanition	à l'obscurité (*B*)	0.026
		à la lumière (*A*)	0.055

(1) Molliard (C. R. Ac. d. Sc., 14 août 1905) : En sol additionné de sucre, Molliard a non seulement obtenu l'utilisation de ce sucre par la plante verte, mais il a en outre montré que la *lumière apparaît comme nécessaire* à cette utilisation. A l'obscurité, l'utilisation du sucre est très faible.

Par contre, d'après J. Laurent (*loc. cit.*, p. 43), diverses expériences à l'obscurité avec solution nutritive de glucose, révèleraient l'assimilation du sucre. Mais la plante n'était pas en inanition de CO^2.

Digitized by Google

Le lot à la lumière a presque doublé son poids ; le lot à l'obscurité, au lieu d'augmenter, a *légèrement* diminué.

Ce résultat a encore été obtenu dans une récente étude (octobre 1905) sur un lot de Cresson cultivé en sol amidé et préalablement amené à l'air libre à un beau développement. Mis *à l'obscurité*, il a cessé de croître, s'est étiolé rapidement, et ses plantules se sont couchées.

Enfin sur *Capucine naine* (octobre-novembre 1905) l'expérience a confirmé encore une fois ce résultat. Le lot laissé sept jours à l'obscurité n'a donné pour 5 plantules que 15 centig. de poids sec, tandis qu'un lot témoin développé à la lumière, avec le même sol amidé, donnait pour 5 plantules un poids sec de 17,2 centigr.

Tels sont les résultats donnés par nos premières recherches à l'obscurité. Ils seront complétés ; mais, dès maintenant, ils suffisent à démontrer que :

Sans lumière, la synthèse opérée par les plantes vertes à l'abri de CO^2, en sol artificiel amidé, est impossible ou, pour le moins, très réduite.

Cette synthèse apparaît donc comme une fonction chlorophyllienne.

XII

CONCLUSIONS RELATIVES AUX LOIS ET AUX DOCTRINES BIOLOGIQUES GÉNÉRALES

Il est temps de conclure cette longue étude et d'en résumer l'enseignement au double point de vue des faits et des doctrines. Ce coup d'œil d'ensemble permettra de mieux juger l'importance de l'étape parcourue avec ce travail et d'entrevoir quelques horizons nouveaux de la biologie générale.

Résumons d'abord les faits positifs, en commençant par la loi fondamentale mise en lumière par ces recherches.

A. — **Lois générales.** 1° *Mise en inanition de CO^2 atmosphérique, une phanérogame verte peut vivre et se développer, pourvu qu'on la cultive dans un sol convenablement amidé* (avec les constituants amidés essentiels de l'albumine) *à dose non toxique.*

2° En inanition de CO^2, mais en sol *non amidé*, la plante refuse tout développement, ou prend un développement insignifiant.

Digitized by Google

3° La plante à chlorophylle, ainsi privée de gaz carbonique atmosphérique, peut donc se nourrir du mélange organique amidé, c'est-à-dire opérer la synthèse de ses principes immédiats avec les constituants amidés essentiels de l'albumine.

4° Elle peut ainsi tripler, quintupler, décupler même sa taille, multiplier ses feuilles, former des organes robustes, vivre jusqu'à 5 ou 6 semaines sans cesser de progresser, arriver parfois jusqu'aux bourgeons d'inflorescence.

5° Cependant elle subit, en raison de l'inanition et du changement de milieu, une crise, une faim de carbone qui peut la tuer. Il est donc nécessaire de la laisser à l'air libre prendre une vigueur suffisante pour surmonter la crise d'inanition.

6° Lorsqu'il s'agit de graines présentant un albumen abondant, la plantule trouve dans cette réserve un aliment suffisant pour surmonter la crise d'inanition.

7° Les tissus formés, chez la plante verte, par l'alimentation amidée convenable, en l'absence de CO^2, sont des tissus normaux, Toutefois, l'absence de l'assimilation carbonée directe engendre une diminution légère de la chlorophylle et des tissus ligneux. Par contre il y a excès de parenchyme conjonctif.

8° Le dégagement régulier d'une faible quantité de gaz carbonique par le sol, ne change rien aux lois précédentes, pourvu que la plante soit sous cloche entourée d'une suffisante quantité de baryte. Celle-ci suffit donc à la complète inanition de la plante en CO^2 atmosphérique.

9° Le gaz carbonique produit par le sol ne peut servir à la nutrition de la plante verte. Ou bien ce CO^2 n'est pas absorbé par les racines, ou, s'il est absorbé par cette voie, il n'est pas utilisé par la plante.

10° Le développement des phanérogrames à chlorophylle cultivées en sol amidé non toxique, à l'abri de CO^2, s'accompagne d'une augmentation de poids sec. Celui-ci a pu, dans ces conditions, être triplé, parfois sextuplé.

11° Ce développement n'est donc pas une poussée aqueuse d'osmose, mais un réel travail de synthèse.

12° A l'obscurité, ce travail de synthèse paraît cesser. En tout cas, il est assez visiblement entravé pour qu'il soit permis de dire

Digitized by Google

que : *la synthèse albuminoïde aux dépens des amides, chez la plante verte, apparaît comme une fonction chlorophyllienne.*

B. — Conclusions relatives aux doctrines biologiques générales.

I° *Sur la doctrine de l'alimentation carbonée des plantes.* — Une doctrine longtemps classique et qui règne encore, professée d'abord par Liebig, acceptée ensuite par Boussingault, par J.-B. Dumas, presqu'universellement enseignée jusqu'à ce jour, admettait que les phanérogames à chlorophylle n'ont pas d'autre aliment carboné que le CO^2 atmosphérique.

Déjà ébranlée par les travaux de Berthelot, de Hellriegel et Wilfarth, de Frank, de Schlœsing fils et Laurent, de Lutz, par leurs travaux sur l'utilisation des produits organiques azotés, cette formule étroite de nutrition chez les plantes vertes, vient en outre d'être fortement entamée par les études récentes de J. Laurent, Molliard, Mazé et Perrier qui montrent que la matière organique peut être un appoint sérieux de la nutrition carbonée chez ces plantes. — Mais, maintenant, *après les recherches qui viennent d'être présentées*, l'ancienne formule de nutrition carbonée chez les plantes vertes doit faire place à la suivante :

Chez les phanérogames à chlorophylle, l'alimentation carbonée a deux sources, à savoir : 1° Le CO^2 de l'atmosphère d'une part ; 2° Le carbone des produits organiques du sol d'autre part. Bien que généralement moins importante que la première, cette dernière source peut former un appoint important de l'alimentation, et même dans certaines conditions *fournir à elle seule les matériaux nécessaires sinon à la totalité, du moins à une très importante fraction du développement.*

II° *Sur le pouvoir de synthèse de la chlorophylle.* — La plante verte peut donc se développer au moins en partie sans le secours du carbone atmosphérique, avec les constituants amidés de l'albumine ajoutés au sol. Ce travail de synthèse, opéré en dehors de toute absorption de CO^2, diffère donc essentiellement du travail ordinaire et classique de l'assimilation chlorophyllienne.

Cependant, ne s'agit-il pas quand même d'une synthèse chlorophyllienne? Ne pouvons-nous pas admettre, selon l'hypothèse posée à la première page de ce travail, que la chlorophylle possède, outre la fonction commune d'assimilation, un pouvoir propre de synthèse

Digitized by Google

qui se conserverait et se révélerait ici *dans toute sa pureté* par cette synthèse à partir des amides ? En un mot, la propriété chlorophyllienne n'apparaît-elle pas avant tout, une faculté de synthèse, à laquelle s'ajoute seulement, dans les conditions normales de milieu, une décomposition de CO^2 ?

Il serait peut-être encore téméraire de trancher actuellement ces questions. — Nous remarquerons seulement que limitée à l'action de la lumière, ou pour le moins, fort entravée par l'obscurité, la synthèse amidée, malgré le défaut d'assimilation normale, apparaît, bien elle aussi, comme un processus chlorophyllien.

Bref, les choses se passeraient comme si la chlorophylle avait un pouvoir de synthèse indépendant du phénomène normal de l'assimilation (1). Ce n'est là toutefois qu'une hypothèse, qu'un avenir prochain jugera sans doute.

III° *Sur le dualisme.* — Le dualisme intransigeant qui met une barrière infranchissable entre les deux règnes, le dualisme de Liebig, accepté encore dans l'enseignement, doit disparaître. Il n'y a plus à opposer l'un à l'autre les deux règnes en disant que tous les êtres à chlorophylle vivent uniquement d'aliments *minéraux*, tandis que les êtres sans chlorophylle (animaux et champignons) vivent d'aliments *organiques*. Cette formule étroite n'a plus son fondement aujourd'hui, que nous voyons des plantes vertes, privées de carbone minéral, vivre uniquement de carbone organique.

Toutefois, une différence reste. On a réussi sans doute à nourrir *partiellement* la plante verte d'hydrates de carbone, aliments semblables à ceux de l'animal. Mais, l'alimentation *totale* par des produits organiques du sol n'a encore été réussi qu'à partir des amides. Or, il faut bien le reconnaître, *ces produits ultimes de fermentation* (tyrosine, glycocolle, leucines) ne sont pas des aliments au même titre pour les deux règnes, puisqu'ils ne peuvent prendre utilement la *porte d'entrée* du métabolisme animal. Bref, *ingesta* pour les végé-

(1) Au surplus, cette opinion peut encore s'autoriser de l'enseignement de Pfeffer qui dit que « en dehors même de la nécessité de produire les hydrates de carbone « par l'énergie lumineuse, la lumière est encore une condition indispensable pour « établir et maintenir l'activité normale des plantes vertes. Cette action indirecte « de la lumière explique complètement tous les faits tels que l'arrêt de la régéné- « ration amidée à l'obscurité (Pfeffer, p. 472). »

Digitized by Google

taux à chlorophylle, les amines restent pour l'animal de l'ordre des *egesta* (1).

De fait, le mot *aliment* n'a pas en physiologie végétale le sens complet qu'il doit prendre en physiologie animale. Chez l'animal, l'aliment entre dans le métabolisme non-seulement comme source de matière, mais aussi comme *potentiel*, c'est-à-dire comme *source d'énergie* (2).

Au contraire, chez le végétal à chlorophylle, *alors même qu'il se nourrit d'amides* ; celles-ci, véritables aliments au point de vue de l'élaboration matérielle, *ne le sont pas au point de vue énergitique* ; elles ne le deviendront, au même sens qu'en physiologie animale, que lorsque, transformées en albumine, par l'intervention d'une source d'énergie étrangère (celle du soleil), elles seront introduites dans un potentiel chimique analogue (mais seulement alors analogue) aux aliments ou aux réserves des animaux.

Et ceci nous conduit à cette dernière observation.

S'il est vrai que les deux règnes possèdent, dans le détail, des processus élémentaires communs (3), il est non moins vrai que, chez les animaux, la résultante de l'activité *totale* aboutit à une décomposition des ingesta, *avec dégagement d'énergie*, tandis que, chez les êtres chlorophylliens, cette résultante s'exprime par une synthèse avec *absorption d'énergie*.

En résumé, *le dogme dualiste primitif* doit faire place à la grande loi biologique *expérimentale* qui nous apprend comment, *dans l'ensemble* des activités vitales, les êtres chlorophylliens et les êtres sans chlorophylle réalisent, les uns les phénomènes de synthèse, les autres les phénomènes de destruction dont la balance équilibre le monde vivant.

(1) Il est juste toutefois d'observer d'après les dernières recherches de Otto Cohnheim, Kutscher, etc..., que la digestion intestinale peut amener la décomposition de l'albumine en amides. Celles-ci pourraient donc jouer à leur tour, chez l'animal, le rôle d'ingesta.

(2) A. Dastre : La vie et la mort, p. 116. L'aliment comme source d'énergie et de matière.

(3) Cl. Bernard : Leçons sur les phénomènes communs aux animaux et aux végétaux ; Paris, Baillière.

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT

C. — PLANTES A FEUILLES ALTERNES

PHYTOLACCA ABYSSINICA Hoffm.

J'ai réservé, pour les traiter en même temps que l'étude de la tige, plusieurs exemples de feuilles alternes (Bouleau, Chêne). Je ne parlerai ici que de *Phytolacca abyssinica*, Hoffm, dans lequel les feuilles sont isolées. Nous verrons d'ailleurs que malgré la disposition plus compliquée des feuilles, la naissance des premiers segments foliaires ressemble exactement, dans ses traits généraux, à ce que nous avons vu jusqu'à présent.

La fig. 1, pl. 5 montre, au sommet végétatif, les initiales groupées en plusieurs assises, savoir : une pour l'épiderme *ie* ; une pour le méristème cortical *ic* ; trois pour le méristème vasculaire *iv*; une pour le méristème médullaire *im*. A vrai dire, cette dernière initiale *im* apparaît plutôt comme un segment inférieur de la dernière assise vasculaire, mais son activité est si grande dans les premiers débuts du cloisonnement général du sommet, qu'elle mérite d'être distinguée comme un histogène spécial. Elle constitue en effet comme un pôle de croissance duquel partent de nombreuses files de cellules médullaires. Le rôle de ces cellules est à ce moment très important : ce sont elles qui soulèvent le point végétatif par l'apparition de nombreuses cloisons transversales et par l'augmentation corrélative du nombre de leurs éléments dans chaque file longitudinale. En outre elles écartent les uns des autres

Digitized by Google

les divers segments foliaires par l'apparition de nouvelles files entre les premières et par l'augmentation subséquente du volume de leurs cellules. Pour ces raisons, on doit considérer le méristème médullaire initial comme l'un des facteurs importants de la croissance primordiale de la plante.

A droite, la coupe rencontre la première feuille et passe par son plan médian. Le méristème épidermique y est simple ; le méristème cortical *cs* est simple jusqu'au sommet, mais en *c*, au-dessous de cette cellule il se dédouble en une assise externe *ce* et une assise interne *ci*. Le méristème vasculaire *v* s'organise au moyen des cellules fournies par les trois initiales, *iv* et oriente ses cloisonnements de *v* en *v'*, c'est-à-dire dans le sens de la future feuille. A sa base il est en contact avec la moelle centrale, par une cellule marquée d'une petite croix : c'est là que se fera le raccordement entre la moelle foliaire et la moelle centrale. Au-dessous de *v'*, il donne le méristème vasculaire de la base foliaire.

Dans la feuille de gauche, la coupe passe par la nervure médiane. Le tissu cortical supérieur *cs* est simple, mais ses éléments très allongés en direction normale indiquent un dédoublement prochain. L'écorce de la face inférieure est dédoublée au-dessous de *c*, c'est à-dire sur presque toute la longueur de la feuille. Le méristème vasculaire montre jusqu'en *v* ses éléments allongés : un peu au-dessous en *p*, il isole sur sa face externe une série de segments qui sont l'origine du péricycle. En *mf* la moelle foliaire se raccorde avec la moelle centrale.

Près de l'aisselle foliaire on voit des cloisonnements assez nombreux : ils sont occasionnés par le voisinage d'une feuille. Du côté droit, les assises initiales se suivent avec la plus grande régularité jusque dans la première feuille.

En résumé, dans cet exemple, où je m'attendais à rencontrer quelques difficultés d'observation ou d'interprétation, les choses se passent comme dans les cas les plus simples que nous avons étudiés au début. Il semble donc inutile d'insister davantage sur le mode d'origine des feuilles.

Asparagus officinalis. L.

Avant d'aborder d'autres considérations, je voudrais examiner un cas particulier. J'ai dit en commençant pourquoi je laisse sys-

Digitized by Google

tématiquement de côté les plantes à structure réduite comme l'Elodée ou l'Utriculaire. Mais dans l'Asperge, où les feuilles avortent et sont physiologiquement remplacées par les bourgeons axillaires, il est intéressant de voir comment les choses se passent au sommet végétatif.

Etudions donc la coupe représentée pl. 5, fig. 2, elle a été pratiquée dans un tout jeune semis d'Asperge. Au sommet sont trois initiales d'où proviendront l'épiderme *ié*, l'écorce *ic* et le méristème vasculaire *iv*. L'ensemble de la coupe montre quatre segments foliaires, A, B, C, D. Le segment A est peu différencié. Dans le segment B, on distingue extérieurement deux saillies : l'une *fb* correspond à la feuille, l'autre *bb* au bourgeon axillaire. Dans la partie foliaire, on commence à voir la différenciation du méristème vasculaire *fb*.

Le segment *C* est le plus intéressant des quatre : il comprend une feuille *fc* et son bourgeon *bc*. Cette feuille présente une conformation particulière : elle commence à se développer comme une feuille ordinaire, c'est-à-dire à différencier, sous l'épiderme, une écorce *cc* et un méristème vasculaire *vfc* ; le méristème est même remarquable par son épaisseur à la base de la feuille, de *vfc* en *v'c*.

Mais les cellules qui forment la première saillie foliaire ne s'organisent pas en un limbe normal. Leur développement s'arrête bientôt : c'est ainsi qu'on voit, en *fc*, par exemple, le méristème vasculaire cesser ses cloisonnements. Au dessus de ce point, les cellules commencent à s'allonger, et cet allongement devient bientôt considérable, comme en *ct* ; en même temps le contenu des cellules se résorbe et fait place à de l'air, la membrane devient scarieuse : l'extrémité de la feuille s'est alors transformée en une écaille qui protège le bourgeon axillaire.

On comprend, en examinant les deux bourgeons *bc* et *bd*, comment chacun d'eux se raccorde avec le méristème vasculaire de la base foliaire, l'une en *v'fc*, l'autre en *v'bd*. Ils utilisent alors pour eux seuls le tissu vasculaire qui, normalement, aurait dû leur être commun avec la feuille, ainsi qu'on en peut juger par l'étude du segment foliaire *c*.

En résumé, dans le cas de l'Asperge, l'une des deux parties du segment foliaire, la feuille, devient pour l'autre un organe de pro-

Digitized by Google

tection. A son tour, le bourgeon remplace physiologiquement la feuille. Mais au début de la végétation, les positions et les rapports respectifs des deux parties sont les mêmes que dans les feuilles à développement normal.

Cette transformation de la feuille est corrélative à un arrêt de développement du méristème vasculaire de la feuille, qui cesse de se cloisonner dans la direction du limbe. Les cellules corticales et épidermiques situées au dessus du niveau auquel s'est arrêtée la croissance du méristème vasculaire, s'allongent, se remplissent d'air et deviennent scarieuses. Au contraire le méristème vasculaire de la base foliaire se développe normalement, comme nous l'avons vu jusqu'ici et c'est avec lui que se raccorde le méristème vasculaire des bourgeons axillaires.

RAMIFICATION DES NERVURES. — STRUCTURE DU LIMBE

Lorsqu'on pratique dans un bourgeon terminal une série de coupes longitudinales, il se trouve parfois, selon le mode de préfoliation, une partie plus ou moins grande de limbe qui se trouve coupée *dans son plan*, ou plus exactement, dans un plan parallèle à sa surface.

De telles coupes sont très intéressantes à observer, parce que, dans ces feuilles si jeunes, on assiste, pour ainsi dire, à la formation des nervures et du parenchyme foliaire.

J'en ai choisi deux exemples, pris dans un bourgeon terminal d'*Helianthus laetiflorus*. Dans le premier (pl. 6, fig. 1), on voit la partie inférieure gauche du limbe, avec la nervure principale *n1*: à cette hauteur en *r*, le bord du limbe est interrompu, il se prolongeait en une légère décurrense marginale, sur le bord du pétiole. De la nervure principale part en n^2 une nervure secondaire et en *n'2* une autre nervure moins importante, celle-ci nous montre comment se fait la ramification au début. Une cellule du méristème vasculaire située en *n2* et une autre cellule située en *n'2* se sont allongées perpendiculairement à la direction de la nervure médiane, en formant d'abord des files unicellulaires, comme celle de *n'2*. Dans les nervures qui reçoivent des ramifications nombreuses, comme *n2*, chacune des cellules s'est, après un certain allongement, divisée en éléments vasculaires allongés. On voit encore bien en *n2* la forme

Digitized by Google

primitive des cellules initiales de la nervure. En même temps, par l'effet de la croissance de la nervure principale *n1*, les nervures secondaires *n2*, *n'2* se sont trouvées écartées l'une de l'autre, et il en est résulté deux choses :

1° Des communications vasculaires de troisième ordre se sont établies sous forme de files vasculaires *n3*, *n'3*. En *a* et *b* de nouvelles communications sont en voie de différenciation.

2° Les cellules épidermiques, corticales ou vasculaires qui étaient en rapport avec ces cellules initiales de nervures se sont cloisonnées à mesure que l'allongement de chaque nervure et l'éloignement de deux nervures primitivement voisines étendait les limites dans lesquelles elles étaient d'abord renfermées.

C'est ainsi que l'espèce d'îlot ou de compartiment limité par la nervure principale et par les nervures *n2*, *n3*, *n'2* comprenait d'abord un nombre limité de cellules, puis les nervures *n2*, *n'2* se sont écartées, par suite de l'allongement de la nervure principale entre leurs insertions ; de même la nervure *n3* s'est trouvée éloignée de la nervure principale par l'allongement des nervures *n2*, *n'2*. Il en est résulté un accroissement dans la surface du compartiment, et les cellules qui le composaient primitivement pouvaient, pour suivre cette croissance, ou agrandir leurs dimensions, ou multiplier le nombre de leurs éléments. C'est le second mode qui se manifeste ici : les cellules, une fois acquise une certaine taille moyenne, se subdivisent par des files de cloisons qui déterminent, dans l'ensemble du compartiment, des compartiments plus petits, dans lesquels les cloisonnements, parallèles et égaux, semblent localisés par groupes qui correspondent à des cellules primitives.

Il est assez facile de limiter les contours de ces groupes, et la figure 61 nous montre un essai de délimitation de ce genre effectué sur le compartiment dont nous venons de parler. Les cellules des nervures ont été conservées avec les dimensions qu'elles ont dans la figure 1, pl. 6, et les lignes pointillés ont été obtenues en suivant les limites des principaux groupes de cloisonnements. On constate ainsi que les rapports entre les grandes cellules de l'intérieur et les cellules des nervures présentent l'aspect normal qu'on rencontre dans un une foule de tissus végétaux. On pourrait donc dire que la structure représentée fig. 61 est l'état primitif de celle de la fig. 2, pl. 6. Les cellules primitives du parenchyme conser-

Digitized by Google

veraient leurs rapports avec celles des nervures voisines, mais tandis que les cellules vasculaires proprement dites acquièrent dans les nervures des grandes dimensions longitudinales, celles du parenchyme interposé se subdivisent intérieurement par des méristèmes locaux, de façon à conserver aux éléments parenchymateux des dimensions plus restreintes.

Dans une autre partie de la même feuille, nous pourrions observer une structure moins avancée et voir la formation des compartiments. La fig. 1, pl. 6 représente une portion de la partie moyenne du limbe, avec plusieurs dents. La nervure principale

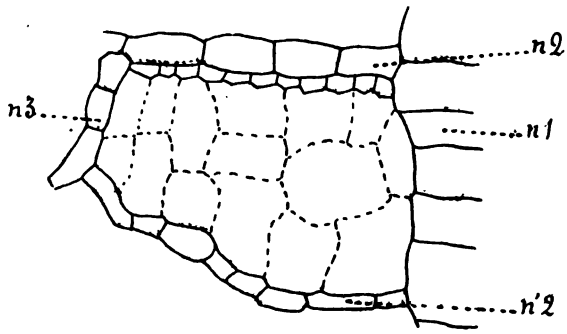


Fig. 61. — *Helianthus laetiflorus*. Un compartiment du parenchyme foliaire, compris entre une nervure de premier ordre, *n1*, deux nervures de second ordre *n2*, *n'2*, et une nervure de 3e ordre *n3*. Les contours des compartiments secondaires sont indiqués par un trait pointillé. Comparer cette figure à celle de la planche 17 (V. texte).

n1 produit plusieurs nervures secondaires *n2*, *n'2*. *n"2* ; près du bord du limbe se trouve en *nm* la nervure marginale. Sur certains points, les nervures secondaires sont reliées par des anastomoses comme *n3*.

La forme allongée des cellules vasculaires dans les nervures permet de les distinguer assez facilement de celles du parenchyme interposé ; mais sur la coupe, cette distinction est rendue plus facile encore par la différence d'aspect des éléments vasculaires et des cellules parenchymateuses.

En somme, la différenciation totale est moins avancée que dans la coupe précédente. Aussi nous est-il plus facile de suivre la formation des compartiments. Ainsi dans celui qui est limité par le

Digitized by Google

nervure principale n_1 et par les nervures $n2$ et $n'2$, on distingue trois groupes de cloisonnements, *a*, *b*, *c*. Dans le compartiment *d*, situé entre la nervure marginale *nm* et la nervure secondaire *n2*, un méristème bifacial s'est organisé par une file continue de cloisons. Dans le petit compartiment *k*, de petits cloisonnements localisés commencent à apparaître dans chacune des cellules.

Considérée dans son ensemble, la croissance du limbe apparaît donc comme une expansion du méristème vasculaire dans un plan. La nervure principale, qui constitue le début de cette différenciation, émet des branches secondaires qui s'unissent par de nombreuses anastomoses. Dans chacun des compartiments ainsi formés, les cellules épidermiques, corticales et les cellules vasculaires non différenciées conservent leurs rapports avec les cellules des nervures, mais à mesure que s'allongent les cellules vasculaires, les cellules du parenchyme interposé se subdivisent par des méristèmes locaux pour conserver aux éléments parenchymateux une dimension déterminée. Le méristème cortical et le méristème épidermique multiplient en même temps leurs cloisonnements pour suivre le développement du méristème vasculaire.

En un mot, la croissance foliaire est déterminée par l'activité du méristème vasculaire.

CONCLUSIONS

RELATIVES AU MODE DE NAISSANCE DES FEUILLES.

Les nombreuses analogies que nous avons relevées dans les exemples qui précèdent nous permettent de formuler maintenant quelques conclusions ayant trait au mode de naissance et de premier développement des feuilles.

I. *Initiales.* — En général dans les plantes Dicotylédones, le sommet végétatif présente trois cellules initiales ou trois groupes d'initiales superposées, provenant de l'embryon.

II. *Méristèmes primitifs.* — Les segments latéraux détachés des cellules initiales forment les assises initiales, dans lesquelles on n'observe *aucune* différenciation.

Digitized by Google

La première assise initiale est toujours simple, et se continue par le *méristème épidermique*.

La seconde assise est généralement simple; nous avons vu (*Cornus*) qu'elle peut se dédoubler sur une certaine étendue. Elle se continue par le *méristème cortical*.

La troisième assise est quelquefois simple (*Cornus*, *Galium*, *Lycopus*, *Ampelopsis*, etc.), mais très fréquemment elle est dédoublée en deux ou trois assises secondaires (*Lonicera*, *Phytolacca*). Quel que soit leur nombre, ces assises se comportent comme une assise unique et se continuent par le *méristème vasculaire*.

L'assise la plus profonde du troisième groupe peut détacher à sa partie inférieure des segments qui produisent la moelle centrale. Dans ce cas, le tissu médullaire apparaît comme un résidu de la différenciation du méristème vasculaire (*Ampelopsis*, *Aristolochia*). Dans d'autres cas (*Phylotacca*, *Cornus*, *Fraxinus*) la moelle centrale tire son origine d'une véritable cellule initiale et joue, dès le début de la croissance, un rôle très actif dans l'accroissement du sommet en longueur et en largeur.

III. — *Origine de la différenciation. Segments foliaires.* — En certains points du sommet de la plante, variables suivant les espèces, apparaissent des protubérances dues à la formation des *segments foliaires*.

Un segment foliaire complet comprend comme organe essentiel une feuille, à l'aisselle de laquelle peuvent se trouver un ou plusieurs bourgeons axillaires. Généralement, pendant les premiers âges de la feuille, le bourgeon axillaire est peu développé par rapport à la région foliaire proprement dite. (*Cornus*, *Lonicera*, *Aristolochia*); cependant il peut, dans certaines espèces, se développer de bonne heure (*Syringa*, *Ampelopsis*, *Ulmus*, *Lycopus*) et constituer, dès le début des cloisonnements, une partie très importante du segment foliaire (*Ampelopsis*, *Asparagus*)..

La partie du segment foliaire située immédiatement au-dessous de la feuille et du bourgeon constitue la *base foliaire*. Cette région peut, à l'origine, consister en un nombre très restreint d'assises cellulaires, parfois même elle se trouve, à peu de chose près, réduite à un seul plan de cellules (*Cornus*). Plus tard, elle pourra présenter une longueur considérable, mais au sommet de la plante,

Digitized by Google

l'allongement intercalaire (entre-nœud) n'existe que peu ou point. C'est donc dans le complexe cellulaire formé par la jonction et la cohérence entre les diverses bases foliaires que doit être recherchée l'origine de structure et le plan d'organisation d'une tige.

Entre le plus jeune des segments foliaires et les cellules initiales, on ne constate, dans les assises initiales *aucune différenciation*. L'origine de l'organisation de la tige se trouve donc dans celle des premiers segments foliaires. Autrement dit, il n'existe au sommet aucune autre différenciation que celle qui est en rapport direct avec l'organisation foliaire.

IV. — *Naissance et organisation de la Feuille et du Bourgeon.* — Dans chaque segment foliaire, les trois assises initiales concourent à la formation des diverses régions.

L'assise épidermique forme le méristème épidermique du segment foliaire ; la seconde assise donne le méristème cortical ; la troisième (simple ou dédoublée) produit le méristème vasculaire. Les initiales médullaires, lorsqu'elles existent comme telles, donnent naissance au méristème médullaire (*Lonicera*, *Cornus*). Dans d'autres cas, les cellules médullaires ne sont que des segments détachés des cellules internes du méristème vasculaire (*Aristolochia*).

— Il en est de même dans le bourgeon axillaire.

Au point où doit naître une feuille, un groupe de cellules du méristème vasculaire multiplie ses éléments par des cloisonnements tangentiels et soulève les deux assises supérieures, qui prennent un grand nombre de divisions normales à la surface. Ainsi naît la première émergence foliaire : ce qui en caractérise la structure, c'est que le massif formé par les premiers cloisonnements du méristème vasculaire est orienté suivant la direction future de la feuille naissante.

Le méristème cortical reste simple, dans les premiers temps, à la face supérieure de la feuille où il forme le tissu cortical supérieur. A la face inférieure il se dédouble généralement en une *zone externe*, à cellules isodiamétriques, formée le plus souvent d'une seule assise, et en une *zone interne*, à cellules plus longues disposées fréquemment en séries radiales.

A son bord supérieur, qui est contigu au tissu cortical supérieur, le méristème vasculaire différencie de bonne heure certains de ses

Digitized by Google

éléments, en cellules médullaires. Elles forment la *moelle foliaire* qui se raccorde avec celle de la moelle centrale, à l'aisselle foliaire.

Il n'est donc pas exact de dire qu'un bourgeon ou qu'une feuille naît de l'écorce : Cette manière de voir se heurte à une impossibilité logique. Au sommet végétatif, il n'existe d'autre écorce et d'autres tissus que ceux des bourgeons et des feuilles.

V. *Continuité des tissus.* — Depuis le segment foliaire le plus récemment ébauché jusqu'au plus ancien, il existe une continuité parfaite entre les régions analogues.

L'épiderme et l'écorce se continuent sans interruption d'un segment à l'autre. Il en est de même du méristème vasculaire, mais ici il y a lieu de faire une remarque. Dans les segments foliaires du sommet, nous voyons la différenciation progresser de haut en bas (*Lonicera* notamment). Il s'ensuit que le méristème vasculaire d'un segment foliaire donné doit, pour se raccorder à celui des segments plus âgés, se bifurquer au niveau de la région axillaire, car, à cette hauteur, la moelle du segment foliaire âgé est déjà en continuité et en rapports définis avec la moelle centrale. De cette bifurcation, il résulte, au niveau de l'aisselle foliaire une sorte de boutonnière ou de fente ogivale à travers laquelle la continuité médullaire est assurée, tandis que la continuité vasculaire s'opère sur son pourtour.

(A suivre).

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Cazagou.

Digitized by Google

SUR UNE MÉNISPERMÉE DE MADAGASCAR

par M. Henri JUMELLE

La Ménispermée que nous voulons examiner ici a été partiellement décrite par Baillon en 1893 (1) sous le nom d'*Anisocycla Grandidieri*. C'est en la signalant que Baillon créa le genre *Anisocycla* pour « cette plante assez singulière, découverte à Madagascar en 1876, dans les terrains secs, entre Madzanga et Antsakalanbé. »

Nous avons été amené à nous en occuper de nouveau en déterminant la liane que, dans l'Ambongo, les Sakalaves emploient quelquefois pour coaguler les laits à caoutchouc. La coagulation est obtenue par une décoction des racines et des bases des tiges, broyées au préalable dans un mortier. La dose est de quatre à cinq morceaux de 10 centimètres de longueur, pour un litre d'eau.

M. Perrier de la Bathie nous dit encore que la décoction des racines seules, à une dose deux fois plus faible, est employée par les Sakalaves pour toutes ces affections des reins et de la vessie qu'ils désignent, d'une manière générale, sous le nom de *fauchy*.

Nous ne connaissions jusqu'alors de cette liane que ses noms indigènes de *vahea-mojery* et *vahea-lava*; mais, M. Perrier de la Bathie nous ayant remis quelques rameaux, nous avons pu nous assurer que c'est l'espèce que nous venons de citer. Et nous profitons, d'autre part, de l'occasion que nous offrent des matériaux un peu plus complets que ceux qu'eut à sa disposition Baillon pour indiquer quelques nouveaux caractères et préciser la place que doit occuper le genre dans la famille à laquelle il appartient.

Les Ménispermées insuffisamment décrites sont si nombreuses que toute contribution à leur étude n'est pas superflue.

Tout ce que nous savons actuellement de l'*Anisocycla Grandidieri* se réduit à la courte note de Baillon, qui, après avoir débuté par les lignes déjà citées, et avoir ajouté que l'espèce, dont il ne connaît ni les fleurs femelles ni les fruits, est peut-être voisine des *Anamirta* ou des *Spirospermum*, écrit :

(1) H. Baillon : *Le nouveau genre Anisocycla* (Bulletin de la Société Linnéenne de Paris; 1er février 1893).

Digitized by Google

« Dans cette plante dioïque et qui est probablement une liane, tout est glabre et les feuilles sont lancéolées. Leur pétiole est assez long (2 à 3 centimètres), grêle ; et leur limbe, coriace, courtement acuminé, entier, penninerve, réticulé, avec les nervures secondaires anastomosées entre elles, parallèlement aux bords entiers. La face inférieure est un peu plus pâle que la supérieure (longueur : 5 à 7 centimètres ; largeur : 2 à 3 centimètres). Ce qui est assez remarquable, c'est que quelques feuilles sont alternes, mais que la plupart sont opposées ou sub-opposées. Les fleurs forment une grappe axillaire dense, plus courte que le pétiole ou égale, et elles ont un périanthe qui a valu son nom au genre. Le calice est, en réalité, formé de 9 folioles dans les cas normaux ; mais des 6 extérieures plusieurs peuvent manqner ou être très réduites, et elles sont inégales, linéaires, subulées, tandis que les 3 intérieures sont bien plus larges, elliptiques, lancéolées, et un peu coriaces. Leur sommet se récurve un peu, et leur face extérieure est pubescente.

Tout contre les sépales extérieurs sont 6 petits pétales, à onglet court et épais, à limbe orbiculaire, basifixe, un peu glanduleux et comme pulpeux en dedans.

Au-dessus de la corolle se dresse un corps obconique épais, formé de l'union de toutes les étamines. Leurs filets cessent d'être monadelphes tout en haut, et leur courte portion libre porte une anthère extrorse, qui s'ouvre en travers par une fente horizontale (en réalité longitudinale si l'on suppose redressée l'anthère basifixe qui est un peu réfléchie en dehors ». Il y a de 9 à 12 étamines (1).

Nous pouvons tout d'abord enlever le doute que laisse Baillon sur le port de la plante. L'*Anisocycla Grandidieri* est bien une liane ; et c'est, d'après M. Perrier de la Bathie, une liane assez grêle, émettant de nombreux rejets, qui ne dépassent pas 2 à 3 mètres.

Les fleurs mâles sont à périanthe jaune et à anthères de même couleur. Elles apparaissent de juin à juillet.

Les fruits, jaunâtres aussi, mûrissent en octobre et novembre. La plante vit sur tous les terrains, dans les bois, sur les collines de l'Ambongo et du Boina.

Les feuilles sont bien, dans l'ensemble, conformes à la descrip-

(1) La plante est figurée dans l'*Atlas de la Flore de Madagascar*, planche 49, A.

Digitized by Google

tion de Baillon. Cependant, sur les rameaux que nous avons vus (fig. 1), et pour des limbes qui ont bien les dimensions de 6 à 7 cent. de long sur 2 centimètres à 2 centim. 5 de largeur, les pétioles atteignent rarement 2 centimètres et ont, le plus souvent, 1 centim. 5 environ. En outre, il est à remarquer que, des quatre ou cinq nervures secondaires qui partent de chaque côté de la nervure principale, et qui se rejoignent par leurs extrémités en une nervure marginale, la première prend naissance très peu au-dessus du sommet du pétiole ; ce qui, à première vue, donne un peu l'impression d'une feuille trinerve. Cette remarque est à faire puisqu'il est certaines Ménispermées, telles que les *Rameya*, dont les feuilles, d'après Baillon, sont vraiment trinerves à la base.

Dans les fleurs mâles, la seule partie bien visible du périanthe est le calice, dont tous les sépales sont couverts extérieurement de poils jaunâtres, semblables à ceux qui revêtent déjà les pédicelles floraux.

Le premier des trois verticilles trimères de ce calice est généralement plus ou moins entièrement avorté; seuls sont constants les deux verticilles intérieurs.

Le plus externe de ces deux verticilles est composé de sépales linéaires aigus, de 2 millim. 3 de longueur sur 0 millim. 8 de largeur. Les sépales du verticille le plus interne sont plus larges, plus arrondis au sommet, de 2 millim. 6 de longueur sur 2 millim. de largeur. Ils sont d'un jaune plus foncé que les sépales extérieurs.

La corolle, plus petite que le calice, comme c'est le cas dans beaucoup de Ménispermées, n'est même représentée, comme chez les *Disciphania*, par exemple, que par six petites écailles nectarifères qui entourent la base de l'androcée. Ces écailles, bien séparées, à sommet arrondi et à bord épaissi, sont auriculées de part et d'autre de l'onglet.

Les étamines, soudées par leurs filets, sont au nombre de douze, à anthères quadrilobées.

Nous n'avons pu examiner les fleurs femelles, mais nous possédons un rameau à fruits, et c'est sur ce point surtout que nous pouvons donc compléter la description de Baillon.

Sur les branches que nous possédons, les fruits (fig. 1) sont par groupes de 4 au plus. Devons-nous en conclure qu'il y avait 4 carpelles dans les fleurs femelles ? L'anomalie de ce nombre ne nous

Digitized by Google

permet pas d'être affirmatif ; il nous autorise seulement à dire qu'il est supérieur à 3.

Ces fruits sont de petites drupes ovoïdes, arrondies au sommet, couvertes de la même pubescence rousse que les pédicelles et les sépales. Ils ont 13 à 15 millimètres de longueur, sur 8 à 10 millimètres de largeur.

L'endocarpe ne représente, sur l'épaisseur du péricarpe, qu'une

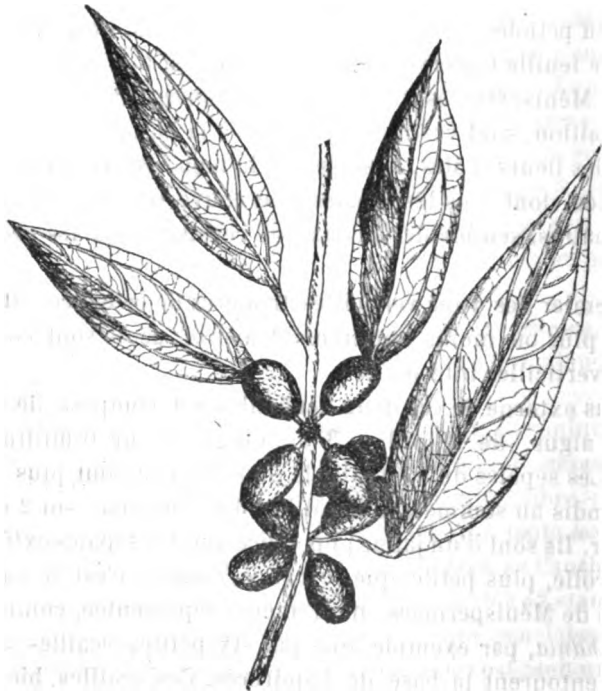


Fig. 1. — Rameaux avec fruits, d'*Anisocycla Grandidieri*.

mince lamelle, mais qui, à la base du fruit, fait fortement saillie à l'intérieur de la cavité du noyau comme dans beaucoup de Ménispermées.

Suivant le mode ordinaire pour ces Ménispermées, la graine est donc incurvée (fig. 2 et 3) sur cette sorte de crête.

Il n'y a pas d'albumen ; et l'embryon, qui est oléagineux, a un seul cotylédon bien développé. Le second cotylédon est de grosseur variable ; quelquefois il est tout aussi rudimentaire que l'a figuré

Digitized by Google

Baillon pour l'embryon du *Triclisia subcordata* (1), alors que, parfois aussi, il est plus volumineux, comme celui que nous représentons (fig. 3). En tout cas, il ne semble jamais dépasser le bord de la fausse cloison, et il est toujours, par suite, d'un seul côté de la lamelle saillante; le gros cotylédon seul franchit cette saillie et se recourbe pour remplir l'autre moitié de la cavité.

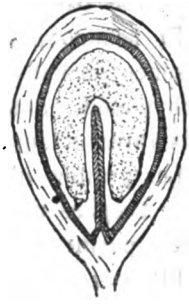


Fig. 2. — Coupe longitudinale schématique d'un fruit d'*Anisocycla Grandidieri*.

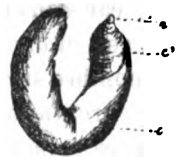


Fig. 3. — Embryon montrant les cotylédons inégaux *c*, *c'*, et la radicule *r*.

L'organisation de la graine étant maintenant connue, il ne peut rester aucune incertitude sur la place que doit occuper dans la famille des Ménispermées l'*Anisocycla Grandidieri*; et cette place n'est pas tout à fait celle que Baillon supposait, puisqu'il pensait que le nouveau genre devait être voisin des *Anamirta*.

Rappelons que, pour Baillon, comme pour Bentham et Hooker, les quatre tribus des Ménispermées sont : les Cocculées, les Pachygonées, les Chasmanthérées (qui sont les Tinosporées de Bentham et Hooker) et les Cissampélées.

Pour Prantl, les 4 tribus sont : les Cocculées (qui sont les Cocculées des auteurs précédents, augmentées des Cissampélées), les Pachygonées, les Tinosporées et les Limaciées, cette dernière tribu comprenant les deux genres *Anomospermum* et *Limacia*, que Baillon et Bentham et Hooker placent parmi les Cocculées.

Mais, quelle que soit, de ces deux classifications, celle que l'on adopte, les *Anamirta*, dont les graines ont un albumen corné, sont toujours des Tinosporées ou Chasmanthérées.

Or, s'il est incontestable que, par la concrescence des filets staminaux, la fleur mâle d'*Anisocycla Grandidieri* rappelle un peu la fleur des *Anamirta* — dont elle diffère cependant déjà aussi par l'existence d'une corolle tout au moins rudimentaire — il faut

(1) H. Baillon : *Adansonia*, vol. IX, pl. 11, fig. 2 ; et *Histoire des Plantes*, vol. III, p. 9.

Digitized by Google

observer que cette concrescence des étamines n'est qu'un caractère accessoire. D'une part, il n'est pas constant chez toutes les Tinosporées, par exemple chez les *Tinospora* et les *Iatrorrhiza ;* d'autre part, on le retrouve, plus ou moins prononcé, dans certains genres d'autres tribus, tels que les *Sarcopetalum* parmi les Cocculées et les *Albertisia* et les *Synchosepalum* parmi les Pachygonées.

Et beaucoup plus important est le caractère que fournit la présence ou l'absence d'albumen, car c'est celui qui sépare les Pachygonées, dont les graines sont toujours exalbuminées, des trois autres tribus, à graines invariablement albuminées.

Les graines d'*Anisocycla Grandidieri* étant dépourvues d'albumen, l'espèce ne peut être une Tinosporée, et est nettement à ranger parmi ces Pachygonées.

Elle y trouve d'autant mieux sa place que déjà, dans la même tribu, les *Rameya* et les *Triclisia* sont connus pour leurs embryons à cotylédons inégaux. L'*Anisocycla* est donc le troisième genre de cette tribu qui présente ce caractère.

Il ne s'ensuit pas qu'il puisse être confondu avec les deux autres, car dans les *Triclisia* la corolle manque et les étamines sont libres, et dans les *Rameya* les carpelles sont réunis en très grand nombre sur un réceptacle globuleux.

Le genre *Anisocycla* reste bien défini et délimité par la réunion de tous ces caractères : six pétales réduits à des écailles nectarifères ; douze étamines à filets soudés et à anthères quadrilobées libres ; graine sans albumen ; embryon arqué, à un seul cotylédon bien développé.

Au point de vue anatomiqne, nous n'avons relevé dans les jeunes rameaux, en section transversale, aucune particularité bien saillante. C'est la structure déjà connue chez d'autres Ménispermées. Tous les rayons médullaires, très nombreux, et très nets, s'étendent régulièrement de la moelle au péricycle, en délimitant d'étroits compartiments, surtout remplis par le bois. Tout à fait vers l'extrémité seulement, dans chaque compartiment, est une étroite zone libérienne, embrassée en dehors par un arc scléreux. L'écorce est très mince, et l'épiderme est revêtu d'une forte cuticule. La moelle, très développée, représente à peu près la moitié de l'épaisseur totale de la branche.

Digitized by Google

ACTION DE L'EAU SUR L'ALEURONE DU LUPIN BLANC

par M. H. JOFFRIN.

Si on observe *dans l'eau* une coupe mince faite dans les cotylédons d'une graine *sèche* de Lupin blanc on voit que les cellules sont remplies de grains d'aleurone sphériques ou ovoïdes (fig. 1). Ils présentent une membrane hyaline plus ou moins nette et un contenu granuleux, réfringent. Examinés dans un milieu anhydre (fig. 2), ces mêmes grains d'aleurone se montrent nettement polyédriques, avec des angles émoussés ; ils sont entièrement hyalins et parfaitement homogènes. Si, en employant comme liquide d'observation de

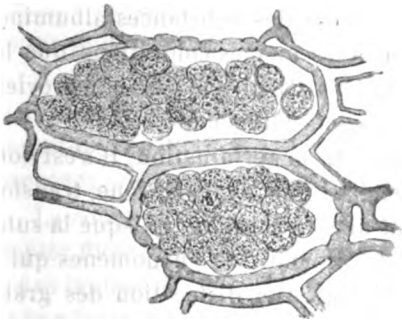


Fig. 1. — Cellules des cotylédons d'une graine sèche de Lupin, observées dans l'eau (grossi 235 fois).

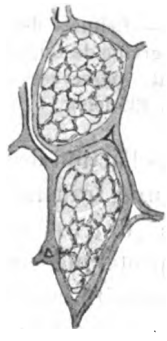


Fig. 2. — Cellules des cotylédons d'une graine sèche de Lupin, observées dans l'huile de cèdre (grossi 235 fois).

la glycérine ou de l'alcool, on fait passer progressivement de l'eau entre le porte-objet et le couvre-objet, le milieu devient peu à peu suffisamment aqueux et, en même temps que se distendent les membranes cellulosiques, les grains d'aleurone se gonflent, s'arrondissent et présentent l'aspect décrit plus haut.

Quel que soit le temps pendant lequel la coupe reste immergée dans l'eau, elle ne subit aucune modification ; au bout de 24 ou 48

Digitized by Google

heures, il arrive bien que certains grains perdent leur apparence granuleuse, deviennent homogènes ; d'autres au contraire montrent une vacuole qui peut grandir et occuper tout l'intérieur du grain ; mais, dans tous les cas, les différents grains restent séparés, indépendants les uns des autres et leurs contours demeurent très nets.

Si on fait la coupe dans les cotylédons d'une graine *qui a séjourné dans l'eau*, et qui a subi le gonflement initial de la germination, les grains d'aleurone ne se retrouvent plus. Ils ont d'autant plus complètement disparu que le séjour dans l'eau a été plus long. A leur place (fig. 3) les cellules contiennent une masse amorphe, fluide, granuleuse, d'apparence visqueuse, creusée de nombreuses vacuoles, et qui s'étend en traînées plus ou moins épaisses (1). Cette masse amorphe donne d'ailleurs avec les réactifs des substances albuminoïdes les mêmes colorations que les grains d'aleurone dont elle provient incontestablement.

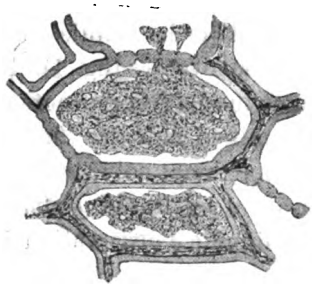


Fig. 3 — Cellules des cotylédons d'une graine de Lupin après gonflement, observées dans l'eau (grossi 235 fois).

Sous l'action de l'eau, au début de la germination, il s'est donc opéré une transformation caractéristique de l'aleurone, transformation qui n'est pas absolument une dissolution, puisque la substance protéique garde son aspect colloïdal. Les phénomènes qui se sont produits consistent en réalité en une dislocation des grains d'aleurone et en une fusion de la substance ou des substances qui les composent.

Nous avons vu que cette transformation ne se manifeste pas dans une coupe sèche plongée ensuite dans l'eau. Il semblerait qu'elle est, dans la graine en germination, le résultat d'un phéno-

(1) Il y a lieu de remarquer que l'aspect de cette substance diffère selon qu'elle est observée en milieu aqueux ou en milieu anhydre. Dans le premier cas, les masses qu'elle forme sont très visibles, de couleur gris jaunâtre ; dans le second, elles sont très hyalines, on en distingue mal les contours et on ne les reconnaît que par la présence des granulations. L'eau semble donc avoir amené une fixation, une *précipitation* de toute cette masse albuminoïde. D'ailleurs, le phénomène s'observe facilement à l'œil nu : la coupe d'abord transparente devient blanchâtre et opaque dès qu'on la porte dans la goutte d'eau.

Digitized by Google

même physiologique. Il n'en est rien ; et nous allons montrer qu'on peut reproduire expérimentalement, presque sous l'objectif du microscope, la dislocation des grains d'aleurone et arriver à une substance identique à celle qu'on trouve dans les graines gonflées.

Tout d'abord, si, au lieu d'opérer sur une coupe mince, nous plongeons dans l'eau un fragment assez épais de cotylédon, nous obtiendrons, *dans les cellules de l'intérieur*, la transformation de l'aleurone aussi nettement que s'il s'agissait d'une graine entière et dans un délai plus court, puisque la pénétration de l'eau a été plus rapide. Il est donc absolument inutile, pour obtenir le résultat cherché, que la graine soit entière et revêtue de son tégument. Nous remarquons dès maintenant que l'ensemble des cellules internes d'un fragment plus épais, bien que plongées dans l'eau les unes et les autres, ne se trouvent pas dans les conditions identiques. Alors que les premières sont brusquement mises en contact avec une grande quantité de liquide, les autres ne reçoivent ce liquide que lentement, après qu'il a traversé les cellules périphériques. Il y a *imbibition*. C'est cette remarque qui nous a permis d'obtenir, même en coupe mince, la transformation de l'aleurone

Il s'agit pour cela de faire arriver l'eau en très petite quantité à la fois au voisinage de la coupe. On réalise aussi à peu près les conditions de l'imbibition naturelle. Nous avons employé différents procédés dont nous allons signaler les plus intéressants.

La coupe que l'on veut étudier est placée sur une bande de papier filtre sec dont une extrémité est ensuite plongée dans l'eau. L'eau imprègne peu à peu le papier, arrive au contact de la coupe et la pénètre lentement. Celle-ci est ensuite portée dans une goutte d'eau sous le microscope et au lieu des grains intacts d'aleurone, on y trouve les traînées amorphes caractéristiques. Toutefois il arrive que cette façon d'opérer amène encore un excès d'eau et que la transformation n'est pas très sensible. Le procédé suivant est beaucoup plus précis.

On fait adhérer par une légère pression la coupe sur un couvre-objet sec. On retrouve ce couvre-objet au-dessus d'une chambre humide et on touche légèrement avec un petit tampon de coton imprégné d'éther la paroi supérieure du couvre-objet, exactement au-dessus de la coupe. Aussitôt, au voisinage de celle-ci, une buée se forme, par suite de l'évaporation de l'éther et en vertu du prin-

Digitized by Google

cipe de la paroi froide. Cette légère condensation d'eau suffit pour amener immédiatement la transformation de l'aleurone (fig. 4).

Même par ce procédé, il est difficile de suivre, par observation directe, la dislocation des grains, à cause de l'enroulement inévitable de la coupe qui rend l'examen moins net et moins précis.

Cette observation directe, nous l'avons faite non plus sur une coupe, mais sur des produits très fins de grattage du cotylédon. Nous mettons *à sec* sur le porte-objet un peu de cette farine de Lupin ; nous la pressons sous le couvre-objet et pendant que nous examinons la préparation au microscope, nous faisons passer par capillarité de l'eau entre les deux lamelles. Cette eau arrive en contact avec les parties les plus externes des produits de grattage qui se gonflent et gardent leur aleurone intacte. Mais en même temps elles arrêtent l'eau qui ne pénètre plus la masse que lentement. Alors, on voit dans la partie centrale, les grains d'aleurone perdre leurs contours, s'accoler les uns aux autres pour former une matière visqueuse qui s'écoule en longues traînées dans la préparation.

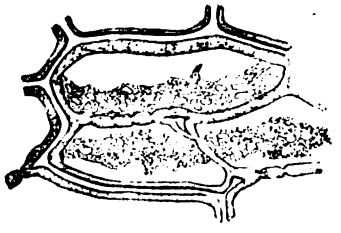


Fig. 4. — Cellules des cotylédons d'une graine de Lupin, traitées par l'eau de condensation et observées dans l'eau (grossi 235 fois).

Nous devons déduire de tout ce qui précède que l'aleurone du Lupin blanc reste intacte en présence d'un excès d'eau, qu'elle ne subit de transformation que sous l'action d'une quantité assez faible de ce liquide. Pour donner une forme plus sensible à ce principe, nous dirons :

Étant donné un poids P de la substance constituant le cotylédon du Lupin, il existe un poids d'eau P' nécessaire et suffisant pour amener la transformation complète de l'aleurone contenue dans P. Toute quantité d'eau supérieure à P' et mise brusquement en contact avec la totalité de la substance P, empêche la transformation de l'aleurone.

Si ce principe est vrai, il doit pouvoir se vérifier par une expérience inverse des précédentes. Si un poids P de Lupin a été mis en contact avec une quantité d'eau supérieure à P', et si on diminue

Digitized by Google

progressivement cette quantité d'eau, il doit arriver un moment (quand elle deviendra égale à P') où elle amènera la dislocation des grains d'aleurone. C'est ce que nous observons en faisant sécher lentement à l'air une coupe mince que nous aurons d'abord plongée complètement dans l'eau. Nous y reconnaissons, en l'examinant ensuite au microscope, que la presque totalité de l'aleurone a été transformée.

Nous devons donc conclure que la modification de l'aleurone se produit après absorption d'une quantité d'eau optima et que l'exès d'eau empêche cette modification. Quelle est la quantité d'eau optima ? Nous ne l'avons pas encore déterminée expérimentalement. Nous ferons seulement remarquer que, pour que l'imbibition naturelle de la graine mise en germination soit complète, le poids d'eau absorbé doit être sensiblement égal au poids de la graine sèche. Cela résulte de plus de 50 essais que nous avons fait en ce sens.

Il reste à expliquer les phénomènes que nous venons d'étudier. La rapidité avec laquelle se fait la modification des grains d'aleurone prouve qu'elle ne résulte pas d'une action diastasique, mais qu'il y a bien là une réaction chimique. Nous pouvons admettre que la transformation de l'aleurone se produit sous l'influence de la solution aqueuse d'un agent chimique renfermé dans le contenu cellulaire. Mais il est nécessaire que cette solution se trouve *à un titre déterminé* ; plus faible (ce qui correspondrait à l'excès d'eau) elle n'aurait aucune influence sur les grains d'aleurone. Déjà bien des opinions ont été émises sur la nature de l'agent solubilisateur de l'aleurone. Certains auteurs ont cru le trouver dans les sels minéraux. D'autres ont fait remarquer que les sels minéraux étaient en trop faible proportion dans les graines pour agir sur les matières protéiques (2 à 5 0/0 du poids de la graine). Cette dernière objection n'a pas de valeur si on considère la faible quantité d'eau nécessaire à l'action protéolytique. Si, comme tout le fait supposer, le poids d'eau nécessaire est sensiblement égal au poids de la graine, les solutions minérales seraient de 2 à 5 0/0. Or dans ces proportions, les solutions acides et les solutions alcalines dissolvent assurément l'aleurone du Lupin.

Toutefois, actuellement, nous devons nous contenter d'exposer les faits précis que nous avons observés. Les explications que nous en donnons n'ont que la valeur d'une hypothèse.

Digitized by Google

LES CONDITIONS EXTÉRIEURES

ET

LA REPRODUCTION CHEZ QUELQUES GROUPES DU RÈGNE VÉGÉTAL

(Analyse des Travaux de G. KLEBS)

par M. G. SELIBER (*Fin*).

Le *Glechoma hederacea* est une plante à tiges rampantes très répandue, les bourgeons de la tige donnent en été des rameaux verticaux portant des fleurs. En automne 1900, Klebs a pris une tige rampante, et depuis cette époque il conserve cette plante dans un état de croissance ininterrompue ; la plante se trouve dans des conditions de nutrition favorables : elle est placée dans une bonne terre très nutritive qu'on change de temps en temps ; en été, elle est arrosée par une solution nutritive de Wagner ; l'air est relativement humide, mais pourtant la plante doit être dans un état de vive transpiration ; on maintient aussi une température convenable et une grande lumière. La plante n'a jamais essayé de fleurir ; d'après Klebs elle ne le fera jamais, comme il en a été pour la non fructification des *Vaucheria* et *Saprolegnia* dans des conditions analogues. L'été on laisse la plante croître, puis en automne on enlève les rameaux et on ne laisse que la tige principale. De novembre à janvier l'intensité lumineuse pourrait être au-dessous du minimum nécéssaire pour la floraison (1) quoique le *Glechoma* appartienne plutôt aux plantes qui aiment l'ombre. Mais le reste de l'année nous ne voyons aucune condition unique dont l'existence pourrait seule supprimer la floraison ; puisque cela se réalise il faudrait attribuer le fait à la totalité des conditions de la serre, et parmi celles-ci les plus importantes sont une température élevée en hiver et au printemps,

(1) Comp. Vöchting, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten Jahrb. J. Wiss. Bot. Vol. XXV, 1893.

Digitized by Google

et une humidité relativement grande. Si l'on met des rameaux floraux soit jeunes soit adultes dans la serre, ils se transforment en rameaux végétatifs ; un processus analogue a été déjà observé dans la nature (1). Si l'on met les rameaux végétatifs dans des pots où nous n'avons qu'une quantité limitée de terre et si on

Fig. 2 et 3. — *Veronica Chamædrys.* — A, plante normale avec deux inflorescences fleuries. — B, plante mise en pot et en serre froide depuis le 22 mars, bien éclairée ; dans les deux inflorescences il se forme des feuilles immédiatement au-dessus des fleurs précédemment ouvertes (dessin fait le 5 juin).

les cultive en pleine lumière, la plante fleurit ; seulement les fleurs ne se forment pas sur des rameaux verticaux, mais directement sur la tige rampante.

(1) Comp. Maige. Recherches biologiques sur les plantes rampantes. Ann. Sc. Nat. Ser. 8, T. XI, 1900, p. 328. — Goebel. Organographie der Pflanzen. Vol. II, 1900, p. 643.

Digitized by Google

Nous allons parler maintenant de la métamorphose du *Veronica Chamædrys*. Les influences en forme de grappes se produisent en avril ou en mai à l'aisselle des feuilles supérieures des rameaux verticaux. Par leurs caractères morphologiques les rameaux qui portent les inflorescences se différencient d'une manière bien marquée des rameaux végétatifs. Toutefois ces rameaux peuvent être transformés et devenir purement végétatifs. La meilleure méthode pour obtenir ce résultat est de cultiver des boutures dans une lumière peu intense et dans un espace humide à température élevée ; il faut couper les sommets végétatifs du rameau principal et des rameaux latéraux. Au bout de quelques semaines commence la métamorphose du rameau floral (fig. 2 et 3). Klebs a réussi à obtenir cette métamorphose dans les cultures d'automne en 14 jours. Les rejetons peuvent être aussi cultivés dans une solution nutritive diluée (0,2 °/₀ Knop).

Klebs a cru d'abord que c'est l'humidité qui joue un rôle spécifique dans cette métamorphose, mais l'air humide et la culture en boutures ne sont pas toujours nécessaires. Des plantes placées en pots ont pu être métamorphosées dans un air relativement sec (50 degrés d'hygrométrie environ), près d'une fenêtre, où la lumière n'était pas très vive; une condition nécessaire était ici la suppression des sommets végétatifs. Toutefois cette dernière opération n'est même pas indispensable dans toutes les circonstances. Des plantes cultivées au mois de mars dans une serre à une température chaude mais tempérée, montraient la métamorphose des inflorescences. Nous voyons ainsi que ce sont des combinaisons différentes des conditions extérieures qui mènent à la même métamorphose; une seule condition se montrait constante, la lumière relativement faible.

Pour répondre à l'objection que la plante expérimentée pouvait avoir une tendance à la métamorphose, Klebs dit que cette plante croît en abondance dans le jardin botanique, comme une mauvaise herbe, qu'en outre il en a eu des centaines d'exemplaires dans ses mains, et que jamais il n'a observé aucune trace de métamorphose. Le *Veronica Chamædrys* est, on le sait, une des plantes communes les plus répandues de l'Europe centrale, et dans la bibliographie botanique on ne rencontre aucune observation de pareilles métamorphoses ; il n'est pas impossible qu'elles se produisent dans la

Digitized by Google

nature, mais il est probable que l'ensemble des conditions nécessaires ne se réalise que très rarement.

Citons encore un exemple. Le *Lysimachia ciliata* est facile à bouturer même à l'état d'inflorescence. Le rameau s'allonge végétativement et ne donne plus de fleurs, en outre, on constate un changement dans le nombre de feuilles, des verticilles successifs ; au lieu de cinq, comme dans les exemplaires ordinaires, il n'y en a plus que trois, et même quelquefois deux seulement après la métamorphose (fig. 4.)

Klebs nous donne d'autres exemples de métamorphoses ; les lecteurs que cette question intéresse feront bien de recourir au travail original (n° 8), particulièrement au chapitre sur la métamorphose des organes des plantes ; ils trouveront là beaucoup de figures représentant les plantes modifiées dont nous avons parlé.

Le *Veronica Chamædrys* est une plante à inflorescences axillaires. Prenons maintenant un exemple de plantes florissant en cymes, le *Sempervivum Funkii.*

Le genre *Sempervivum,* dont l'espèce la plus connue est le *S. tectorum,* qui se rencontre souvent sur les toits ou sur les murs, forment des rosettes de feuilles. Les espèces européennes se multiplient par voie végétative ; à l'aisselle de leurs feuilles, se forment de courtes tiges rampantes qui à leur tour produisent des feuilles nombreuses, épaisses, groupées en rosettes. Au bout d'un certain temps, une tige verticale part du centre de la rosette et se termine par une fleur. Le temps au bout duquel se produit la floraison n'est pas encore déterminé ; c'est vraisemblablement la deuxième année.

A l'automne 1902, vingt fortes rosettes de *Sempervivum Funkii* furent transplantées en petits pots et maintenues au froid tout l'hiver. 15 de ces individus ne subirent aucun traitement ultérieur et fleurirent comme d'ordinaire au mois de juin. Les cinq autres exemplaires furent transplantés dès le commencement du mois de mars, dans un carré de terre avec beaucoup d'engrais ; on les maintenait couverts d'un disque de verre, et la terre était chauffée, de mars à mai, par des tuyaux, à tel point que la température de la terre était de 15 à 20°. Dans ce carré chaud, les rosettes atteignirent une taille qu'elles n'ont jamais dans la nature, et elles ne fleurirent pas au mois de juin. Ensuite une de ces rosettes fut transplantée

Digitized by Google

dans un pot contenant une terre sableuse et maintenue à une lumière intense et dans un air relativement sec, elle donna au

Fig. 4. — *Lysimachia ciliata*. Bouture faite avec une inflorescence, bien éclairée, et cultivée en terre humide. Au-dessus des fleurs déjà formées il se produit une longue pousse portant des feuilles verticillées par trois. (On avait coupé les rameaux qui étaient à l'aisselle des feuilles situées plus bas que les fleurs).

mois d'août une inflorescence. Les autres rosettes qui furent laissées dans le carré chaud, prolongèrent leur croissance et donnèrent

Digitized by Google

10 à 16 jeunes rosettes qui, le même automne formèrent une nouvelle génération de rosettes. «On ne peut douter, dit Klebs, que ces rosettes, comme les autres plantes, par exemple *Glechoma*, *Rumex acetosa*, cultivées d'une façon continue dans des conditions de nutrition favorable, ne doivent toujours croître et se multiplier par voie végétative, sans jamais atteindre leur « but », sans accomplir leur « dessein » : la formation des fruits. »

Pour les autres détails de la métamorphose de *Sempervivum*, le lecteur consultera lui-même le travail de Klebs (n° 9), dans lequel se trouvent des figures très significatives.

Il nous reste encore à citer ce que Klebs dit sur les conditions extérieures de la floraison en général. Le problème est ici plus compliqué que chez les Cryptogames. Bien qu'il existe une quantité de travaux qui traitent de l'influence de telle ou telle condition sur la formation des fleurs, par exemple de la température (Sachs, Krasan), de la lumière (Sachs, Vöchsing, Curtel), de l'humidité (Gain, Möbius), l'ensemble du problème n'a pas encore la clarté que l'on pourrait désirer.

Les expériences du genre de celles que Klebs a faites permettent de poser ici la question comme nous l'avons fait pour les Cryptogames : on met une Phanérogame (comme on l'a fait pour des Champignons et des Algues) dans des conditions qui donnent lieu à un état de croissance ininterrompu, et on recherche quel est le changement de conditions qui excite la formation des fleurs. Les résultats des recherches de Klebs sont ici les mêmes que chez les Cryptogames : la plante passe de l'état de croissance végétative à l'état de floraison, quand un changement quantitatif des conditions extérieures se produit.

Comme chez les Algues et chez les Champignons on peut faire l'hypothèse qu'il se produit une modification intérieure essentielle, consistant dans une accumulation des substances organiques, ce qui n'exclut en aucune sorte l'influence des autres facteurs. Mais il faut insister sur ce fait que ce n'est pas la quantité absolue de nourriture accumulée qui joue ici un rôle, parce que, chez la même espèce, des plantes mal nourries comme des plantes luxuriantes peuvent former des fleurs ; c'est la relation entre la décomposition et la recomposition des substances qui est différente pour

Digitized by Google

la floraison, et pour la croissance végétative la concentration des matières organiques doit être plus grande pour la reproduction.

Il est connu déjà depuis longtemps qu'une lumière intense et la diminution de l'humidité favorisent la floraison. Pour la reproduction d'une Phanérogame, pour une Algue, un certain minimum de lumière est nécessaire et chaque espèce a son minimum propre. Dans une lumière faible, la raison est, selon l'opinion de Klebs, impossible, parce que la concentration nécessaire des matières organiques ne se réalise pas. Cette observation n'est pas contredite par les expériences de Sachs (1864), dans lesquelles une série de plantes ont pu fleurir dans l'obscurité, parce que dans ce cas les organes de l'assimilation — les feuilles — étaient exposées à l'influence d'une lumière intense.

Nous ne citerons pas ici les autres conséquences que Sachs a tirées de ses expériences ; nous dirons seulement qu'il a attribué aux rayons ultra-violets un rôle spécifique pour la formation des fleurs. Les expériences de Klebs (n° 7, p. 203), comme celles de Montemartini (1) montrent que la formation des fleurs peut avoir lieu sans l'influence des rayons ultra-violets.

Citons encore les expériences de Klebs dans de petites serres avec des vitres blanches, rouges et bleues. Le verre bleu absorbe les rayons jaune-orange et la plus grande partie des rayons rouges ; le verre rouge absorbe les rayons bleu-violet et une grande partie des verts, le verre bleu laisse passer une partie des rayons ultra-violets, le rouge les absorbe presque absolument. Toutes les plantes, comme *Lobelia*, *Erinus*, *Mimulus luteus*, *Linaria grandiflora*, *Veronica Chamædrys*, qui n'ont pas à leur disposition des matières de réserve mais qui dépendent de l'action assimilatrice de leurs feuilles, n'arrivent pas à la floraison derrière une vitre bleue et meurent d'inanition ; les mêmes plantes peuvent former des fleurs dans la lumière rouge, bien qu'en quantité faible comparativement à ce qui se produit avec les plantes élevées dans la serre blanche. Des plantes pourvues de substances de réserve, comme les *Sempervivum*, fleurissent au contraire dans la lumière bleue ; dans la serre rouge, les fleurs y sont plus nombreuses. Tout cela amène Klebs à

(1) Intorno all'influenza dei raggi ultra-violette sullo sviluppo degli organi di reproduzione della pianta Ist. bot., Pavia, IX. 1903.

Digitized by Google

conclure que l'intensité de la nutrition a une grande importance pour la floraison.

Les observations sur la fructification des Algues et des Champignons nous ont montré que la diminution des matières nutritives dans le milieu extérieur chez les Algues, et la vie aérienne chez les Champignons ont une influence sur la reproduction. Pour la plupart des Phanérogames, les deux facteurs jouent un rôle. C'est un fait connu déjà depuis longtemps, que les plantes aquatiques ne forment pas de fleurs sous l'eau ; la présence de l'air est nécessaire à ce processus. Ce serait un problème très compliqué que de vouloir découvrir les changements qui se produisent quand la plante pousse de l'eau dans l'air, mais en tout cas la transpiration doit jouer un grand rôle. Nous avons déjà vu que le *Myosotis palustris* ne forme pas de fleurs si, même sous l'influence d'une lumière intense, il se trouve dans un espace limité et très humide. Une faible transpiration a pour conséquence une diminution des échanges gazeux et empêche ainsi la nutrition.

Dans la pratique, la transpiration est d'ailleurs connue depuis longtemps comme un facteur qui favorise la formation des fleurs. Les recherches de Gain (1) montrent qu'il existe pour la floraison un optimum de transpiration avec une terre relativement humide et un air relativement sec. Les recherches de Möbius militent aussi en faveur de l'influence favorable d'une sécheresse relative, quoique dans ses expériences faites, il ait employé de petits pots et qu'alors, l'autre facteur, la diminution de nourriture joue aussi un rôle.

La diminution de nutrition a, sur les Phanérogames, comme sur les Algues, une influence favorable à la floraison, dans le cas où les plantes possèdent des réserves de substances nutritives. Ici c'est aussi la pratique qui a su, la première, utiliser ce fait ; les jardiniers ont, depuis longtemps déjà, observé que la floraison ne se produit pas ou est moins intense, quand la plante se trouve dans une terre riche en engrais. Les méthodes qu'en emploie pour accélérer la floraison des arbres fruitiers, quand on pratique la décortication annulaire ou quand on coupe les racines, ont le même but, la diminution de la nutrition. Ces moyens limitent la crois-

(1) Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation. Ann. Sc. nat. 7e Sér T. XX, 1895.

Digitized by Google

sance végétative, et il se produit sans doute, grâce à une grande diminution de la transpiration, une concentration des substances nutritives qui est nécessaire pour la formation des fleurs.

Mais il y encore une autre combinaison des facteurs extérieurs qui peut donner lieu aux conditions intérieures nécessaires pour la formation des fleurs. Si l'on met des boutures de *Glechoma*, en août ou en septembre, dans de petits pots de terre, et si on les laisse tout l'hiver dans un air froid, on obtient toujours au printemps suivant des rameaux floraux. Une température basse a une influence directe ou indirecte sur les conditions générales internes, et par conséquent sur l'intensité de la croissance. Les expériences de Müller-Thurgau ont montré qu'une température basse empêche moins la transformation de l'amidon en sucre que la réaction contraire, la régénération de l'amidon. Nous avons ainsi, dans ce cas, une accumulation de sucre qui aux premiers jours du printemps augmente encore, quand les feuilles sont exposées à l'influence du soleil.

Nous ne discuterons pas ici la question de l'influence générale d'une basse température sur la floraison et ne parlerons pas en détail d'une expérience faite par Klebs sur le *Cardamine pratensis* (n° 9, p. 551), expérience dans laquelle, au contraire, l'influence d'une température relativement haute en combinaison avec d'autres facteurs a favorisé la floraison. Nous indiquerons seulement qu'en général une température relativement élevée, accompagnée d'un ensemble d'autres conditions, agit dans un sens opposé à celui d'une température basse.

D'après Fritz Müller (1882), les plantes bisannuelles importées au Brésil, comme le *Carum Carvi*, le Chou, le Persil se développent sans attendre jamais l'état de floraison ; Müller dit que le repos d'hiver manque dans ce cas aux plantes. Möbius cite des faits semblables pour des espèces de céréales introduites dans les pays chauds, et Wettstein a constaté que le *Symphytum officinale* ne peut pas fleurir au Brésil. Klebs a relaté le même fait pour la Betterave à sucre, les *Cochlearia*, *Digitalis purpurea*, quand il a cultivé ces plantes dans un milieu chaud et humide. Les plantes bisannuelles n'arrivent pas à la floraison ni la deuxième ni la troisième année, ni même la quatrième année. Ces plantes sont cultivées par Klebs dans une serre jusqu'au mois de juin et ensuite à l'air libre jusqu'à

Digitized by Google

l'automne. La température élevée et l'air humide ont une telle influence que la croissance végétative de ces plantes ne s'interrompt pas ; il manque ici ces changements du milieu extérieur qui amènent avec eux, après la limitation de la croissance, une accumulation des substances organiques ; même chez une plante aussi riche en réserves que la Betterave, ces conditions extérieures ne se réalisent pas.

Comme les plantes Cryptogames, les Phanérogames doivent avoir certaines réserves pour passer à l'état de floraison. Plus la nutrition de la plante est forte, plus forte sera la floraison, si le changement nécessaire des conditions extérieures se produit.

En résumant tout ce que nous avons dit sur la floraison des Phanérogames, nous voyons que nous sommes en face des mêmes problèmes que pour la reproduction sexuelle des Algues et la fructification des Champignons à organisation élevée. C'est le milieu extérieur qui, là comme ici, décide si la plante doit rester en état de croissance végétative ou fructifier. Ce sont les changements quantitatifs des mêmes conditions extérieures qui déterminent le passage de la plante d'un état à l'autre. Pour la floraison, la relation, avec les conditions intérieures, conditions chimico-physiques, est nécessairement autre que pour la croissance végétative. Nous supposons donc que l'augmentation quantitative des substances organiques avec toutes ses conséquences chimiques et physiques joue un rôle essentiel dans le passage de la croissance végétative à la reproduction. Toutes les conditions extérieures peuvent selon leur intensité, selon leur concours mutuel, selon la nature spécifique de la plante, avoir une influence tantôt favorable, tantôt défavorable à la floraison ; cela dépend de l'influence de l'ensemble des circonstances sur les relations caractéristique entre les conditions internes.

Nous arrêtons ici notre analyse. Nous n'avons donné qu'une petite partie des faits mis en lumière par Klebs ; nous n'avons pas mentionné beaucoup de considérations théoriques d'une grande importance qu'on peut trouver dans les récents travaux des savants ; nous n'avons prêté notre attention que sur un seul problème. Il est très difficile d'en traiter plusieurs en un espace aussi court, et nous nous sommes par conséquent limité au problème le plus important qui entre dans les recherches de Klebs.

Digitized by Google

Nous laissons maintenant Klebs lui-même nous dire la signification de ses recherches et les problèmes qu'elles soulèvent. Voici une page prise dans son dernier travail : « Les expériences avec *Sempervivum Funkii* confirment les conditions auxquelles m'ont conduit mes recherches sur les Algues, les Champignons et quelques Phanérogames. Le développement soi-disant typique tel que nous l'observons dans la nature libre ou dans des cultures ordinaires n'est pas la conséquence nécessaire d'une cause ou d'une combinaison de causes due à la constitution même de l'espèce et déterminant, en présence de conditions vitales satisfaisantes, un développement unique, du commencement jusqu'à la fin. Le développement prend, parmi plusieurs formes possibles, celle qui est déterminée nécessairement par les conditions actuelles de la nature libre. Si nous réalisons un changement dans ces conditions, nous produisons par là même un changement correspondant dans le mode d'évolution de l'être vivant. Tant qu'il existe une possibilité pratique de maintenir dans un état constant les conditions nécessaires à une certaine forme de développement, par exemple à la croissance végétative, la plante ne peut exister que sous cette forme ; elle a, dans cet état, la même capacité vitale, la même vigueur que sous une autre forme, dans les conditions qui conviennent à cette dernière. On pourrait me dire que les plantes qui ont présenté les modes de développement produits par mes expériences n'auraient pas eu la résistance vitale nécessaire dans la nature libre. Ce serait vrai pour quelques cas ; mais cela ne constituerait pas une objection, parce qu'il va de soi que si les conditions nécessaires ne sont pas réalisées dans la nature libre d'une façon satisfaisante, alors les modes de développement correspondant sont impossibles. Il est aussi facile de comprendre cela que, par exemple l'impossibilité, pour l'acide carbonique, de se rencontrer à la surface de notre planète à l'état solide.

Le développement typique et ordinaire n'est qu'une petite partie limitée de la diversité des formations possibles. La nature organique est, selon les possibilités qui s'y trouvent, dans un état latent plus riche que nous ne le pouvons voir dans les phénomènes typiques et normaux. Nous nous sommes jusqu'à présent trop tenu à l'opinion unilatérale d'après laquelle l'état « normal » est en même temps l'état nécessaire de la plante. Il va de soi que toute

Digitized by Google

étude des plantes et de leurs qualités part nécessairement de l'observation de l'attitude de la plante dans la nature libre et le milieu ambiant; ce sont ces propriétés que l'on avait regardées comme essentielles; mais on doit insister et encore insister sur ce fait que l'essence d'une espèce ne se dévoile dans ce cas que partiellement. Nous devons procéder méthodiquement pour découvrir toute la richesse des modes de développement qui sont encore cachés dans la structure interne de chaque espèce. Ce que nous avons fait jusqu'ici dans cette direction n'est qu'un faible début dont la valeur consiste moins en ce qui est atteint que dans la perspective ouverte pour ce qui reste encore à atteindre (N° 9, p. 289). »

Nous donnons ici la liste des travaux de Klebs qui nous ont servi pour l'exposé que nous venons de faire des recherches de ce savant :

1. — *Zur Physiologie der Fortpflanzung* (Biologisches Centralblatt, Vol. IX, 1889-90).

2. — *Ueber die Vermehrung von Hydrodictyon utriculosum, Ein Beitrag zur Physiologie der Fortpflanzung* (Flora, 1890).

3. — *Ueber einige Probleme aus der Physiologie der Fortpflanzung* (Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte, 1895).

4. — *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen* (Iéna, 1896).

5. — *Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze :*

I. *Sporodinia grandis* (Jahrb. für wissenschaftl. Bot., Vol. XXXII, 1898).

II. *Saprolegnia mixta* (Id., Vol. XXXIII, 1899).

III. *Allgemeine Betrachtungen* (Id., Vol. XXXV, 1900).

6. — *Ueber den Generationswechsel der Thallophyten* (Biolog. Centralbl. Vol. XIX, 1899).

7. — *Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie* (Ber. der Deutsch. Bot. Ges. Vol. XVIII, 1900).

8. — *Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen* (Iéna, 1903).

9. — *Ueber Probleme der Entwickelung* (Biolog. Centralblatt. Vol. XXIV, 1904.)

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*Suite*).

VI. *Structure de la feuille.* — Lorsqu'une feuille naît en point du sommet végétatif, on constate dans le méristème vasculaire de ce point, un double phénomène de croissance, qui s'étend de bas en haut et de haut en bas.

De bas en haut, les cloisonnements édifient la côte médiane de la feuille, qui est l'origine de sa partie libre.

De haut en bas, d'autres cloisonnements mettent les différentes régions de la base du segment foliaire, et notamment son méristème vasculaire, en rapport avec les régions correspondantes des segments foliaires plus âgés. Dans certains cas, cette région peut être assimilée à une véritable *gaine* (*Aristolochia*), bien qu'elle demeure cohérente avec le reste de la plante.

Dans le *limbe*, c'est la côte médiane qui se différencie la première. Elle renferme un faisceau libéro-ligneux, présentant à sa face dorsale une région péricyclique et près de son pôle ligneux une région médullaire. De chaque côté, dorsal ou ventral, de cette région vasculaire centrale, est une région corticale. Le tissu cortical supérieur (ventral) est presque toujours dédoublé en face des nervures, et devient collenchymateux. Le tissu cortical inférieur (dorsal) se dédouble en une zone corticale externe et une zone corticale interne. La première, formée pendant quelque temps d'une seule assise, devient souvent collenchymateuse ; la seconde reste toujours à l'état de parenchyme ; ses cellules se cloisonnent et se disposent souvent en séries radiales.

Sur les côtés, la nervure médiane se ramifie en certains points et forme des nervures secondaires entre lesquelles s'étend une

Digitized by Google

lame parenchymateuse. Cette lame est formée primitivement d'une assise de méristème vasculaire recouverte supérieurement et inférieurement d'une assise corticale et d'une assise épidermique. Chacune de ces parties est en rapports de continuité et d'origine avec les assises initiales correspondantes.

Nervures. — C'est uniquement dans l'assise de méristème vasculaires que naissent les nervures.

Les nervures du second ordre s'unissent *latéralement* aux nervures de premier ordre.

Dans les cas les plus simples, l'accroissement de la nervure principale par l'arrivée de nervures latérales donne au faisceau principale la forme d'un arc à concavité supérieure.

Dans d'autres cas, l'arc se ferme de plus en plus (*Cornus*, *Fraxinus*), et aboutit à la formation d'un anneau vasculaire dans le pétiole. Cet anneau est symétrique par rapport à un plan ; à la base du pétiole et au sommet de la nervure principale, il reste ouvert en forme d'arc.

Lorsque des faisceaux marginaux restent en dehors de l'arc central ou de l'anneau libéro-ligneux vasculaire, on dit couramment qu'ils cheminent dans l'écorce. En réalité, les faisceaux dits corticaux sont nés et demeurent dans un tissu qui tire son origine du méristème vasculaire, quel que puisse être son mode de différenciation ultérieure. (*Frêne*).

Digitized by Google

DEUXIÈME PARTIE

MODE DE CONSTITUTION DE LA TIGE

1. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

L'étude qui précède permet, pensons-nous, de voir avec quelque précision comment naît une feuille et comment elle se développe dans les premiers temps de sa croissance. Nous avons vu notamment qu'il est impossible, en bonne anatomie, de séparer l'étude du bourgeon de celle de la feuille ; ce sont, avec la base foliaire, les parties constitutives d'un ensemble qui est le *segment foliaire.*

D'autre part, nous n'avons observé au sommet de la tige aucune production qui ne soit en rapport direct avec les segments foliaires.

Nous allons maintenant chercher quels sont les rapports que présentent entre eux les premiers segments foliaires et de quelle façon s'établit la tige à partir du sommet. Les exemples choisis ont été rangés par ordre de complexité croissante ; même dès le début, il ne faut pas s'attendre à trouver une grande simplicité dans un sujet où tout est compliqué. C'est ainsi que des structures, jusqu'à présent considérées comme simples et proposées même comme types sous ce rapport, sont en réalité difficiles à interpréter : je pourrais citer par exemple le Pois, l'Aristoloche, le Bouleau.

L'un des faits qui contribuent à nous masquer la véritable nature de la tige, c'est l'habitude où l'on est depuis longtemps d'en étudier la structure dans un entre-nœud, à une certaine distance du sommet. On se place ainsi volontairement dans un cas particulier ; alors, et cela doit arriver logiquement, tout ce qui est la règle devient exception. On accuse les feuilles de troubler la structure de la tige et les stipules d'avoir une signification équivoque. Et quand, après être parti de ce point, on cherche à découvrir comment a pu s'établir une telle structure, on en arrive à compliquer des choses très simples, qui se seraient expliquées d'elles-mêmes si l'on avait commencé par le commencement.

Digitized by Google

Vouloir retrancher de l'anatomie botanique l'étude du sommet végétatif, ou la reléguer au rang d'étude accessoire, c'est exactement comme si l'on voulait, en zoologie, laisser de côté l'étude des formes larvaires. L'inconvénient capital d'une telle méthode, c'est d'aboutir à des systématisations arbitraires, parce qu'on n'aperçoit qu'une partie des faits et qu'on n'en peut plus discerner l'enchaînement naturel.

Tels organes, comme la stipule ou la gaine, qui jouent un rôle important dans les stades jeunes de la plante et ont une influence considérable sur la structure de la tige, peuvent disparaître ou n'avoir qu'un rôle accessoire à l'état adulte. Si donc nous prenons comme point de départ un stade autre que le premier, nous nous condamnons à ignorer l'origine de sa structure. D'autre part, nous savons que certaines plantes conservent dans toute leur existence un type de structure analogue à un stade jeune, comment pourrons-nous les comparer à celles dont nous ne connaissons que le stade suivant ?

Il me semble donc nécessaire que l'étude de la structure d'une tige prenne pour point de départ la structure et les rapports des premiers segments foliaires au sommet végétatif. Cette nécessité nous apparaîtra mieux encore à la fin de cette seconde partie.

2. — ÉTUDE DE QUELQUES TYPES DE STRUCTURE

Premier exemple

EVONYMUS JAPONICUS (Fusain du Japon).

Le type le plus simple nous est fourni par les plantes dans lesquelles tous les faisceaux foliaires se réunissent en un arc unique à la base du pétiole. On le rencontre dans le Lilas, le Fusain du Japon. C'est ce dernier exemple que nous étudierons ici : Il est d'ailleurs si connu que je me dispenserai d'en donner des dessins à grande échelle.

Au sommet végétatif (Fig. 68) les segments foliaires sont disposés par paires opposées en croix. Les entre-nœuds sont infiniment courts dans les trois premiers segments, de sorte que les trois premières feuilles que représente la figure sont cohérentes par

Digitized by Google

leurs bases. Celle qui est au centre comprend deux faisceaux, *1a*, *1p*, qui sont à peine indiqués sur la coupe. Ils appartiennent à deux feuilles qui sont en voie de différenciation sous forme de petites oreillettes au sommet de la plante, comme nous en avons vu ci-dessus plusieurs exemples. Le méristème vasculaire commence à se différencier en un faisceau médian, *1a*, *1p*, et s'étend de chaque côté de ce faisceau en un arc de cellules indiqué sur la figure par un pointillé. Inutile d'ajouter que cette première différenciation est très faible, mais elle n'en est pas moins nette.

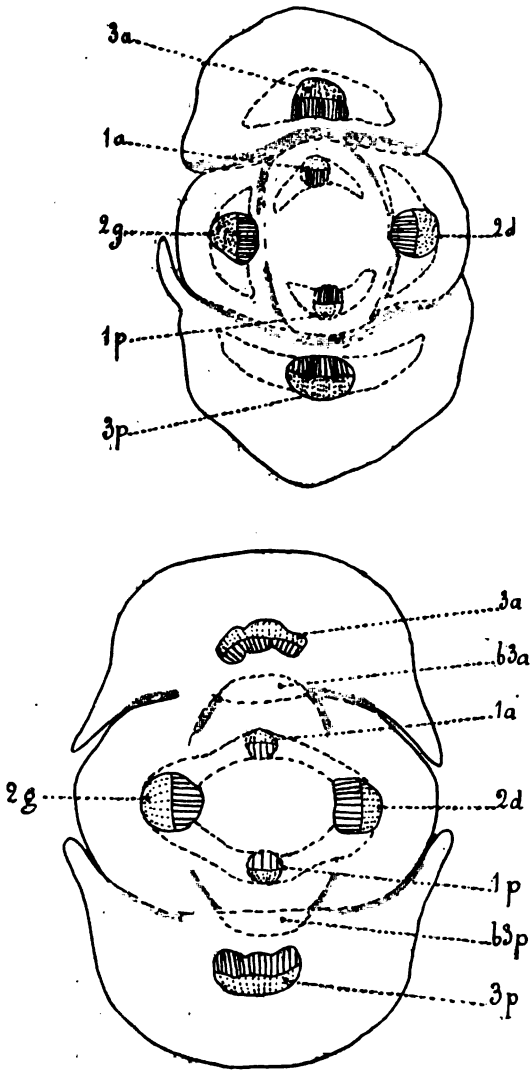


Fig. 68 et 69. — *Evonymus europaeus*. *1a*, *1p*, faisceaux de la 1re trace foliaire; *2d*, *2g*, faisceaux de la seconde trace; *3a*, *3p*, troisième trace; *b3a*, *b3p* ses bourgeons axillaires; *4d*, *4g*, quatrième trace.

Ces deux traces foliaires *1a* et *1p* sont les seuls groupes différenciés qu'on rencontre dans le méristème vasculaire central : en face des faisceaux *2d* et *2g*, on n'observe aucune trace de différenciation. L'ellipse centrale ne contient donc à ce niveau, que deux traces foliaires (*1a*, *1p*).

Les faisceaux de la seconde paire de feuilles *2d*, *2g*, sont plus

Digitized by Google

gres que les précédents, les feuilles qui les contiennent sont cohérentes avec la première paire par leur région corticale supérieure. La troisième paire est également adhérente à la première par sa région épidermique. Ces régions d'adhérences sont ombrées sur la figure.

Deux coupes plus bas (fig. 69), la section transversale passe par l'aisselle de la 3e paire de feuilles et rencontre le bourgeon axillaire *b3*. Les deux traces foliaires *1a* et *1p* se sont unies par les parties latérales de leur méristème vasculaire aux deux traces *2d* et *2g*, et l'ensemble des deux traces forme déjà sur la coupe une ellipse centrale, avec 4 faisceaux.

Quand on a franchi l'aisselle de la troisième paire de feuilles, (fig. 70), l'ellipse se reforme, mais son grand axe est perpendiculaire à celui de la figure précédente. Les deux extrémités sont maintenant occupées par les faisceaux *3a*, *3p*, puisque la coupe passe par la 3e verticille.

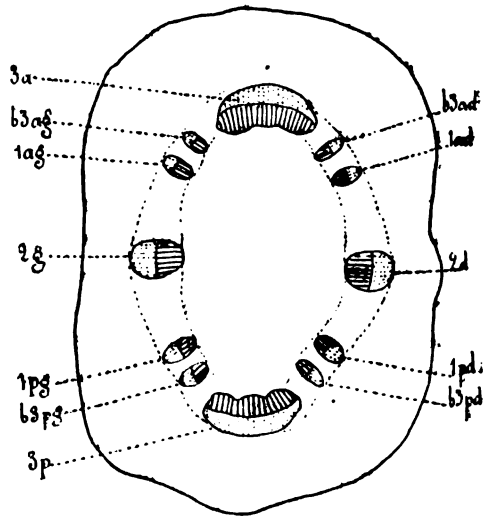


Fig. 70. — *Evonymus europaeus*. *3a*, *3p*, 3e trace foliaire; *b3ag*, *b3ad*, les deux moitiés de la trace du bourgeon antérieur, *b3a*; *b3pg*, *bp3d*, les deux moitiés de la trace de bourgeon postérieur *b3p*; *1ag*, *1ad*, demi-faisceaux de la 1re trace se raccordant aux traces inférieures; *2g*, *2d*, faisceaux de la 3e trace.

Que sont devenus les faisceaux de la première trace *1a*, *1p*? En arrivant à la hauteur de l'aisselle de la troisième feuille, chacun d'eux s'est bifurqué et a raccordé ses deux moitiés *1ad*, *1ag*, *1pd*, *1pg*, avec le méristème vasculaire du segment foliaire *2d*, *2g*.

Mais il n'y avait pas que le faisceau *1a* devant le faisceau *3a*, fig. 69, il y avait également le bourgeon axillaire *b3a*. En suivant l'ordre des coupes, il semble qu'au niveau de l'aisselle foliaire, ce

Digitized by Google

bourgeon se soit ouvert et partagé en deux moitiés, qui se raccordent avec le méristème vasculaire voisin de *1 a d* et de *1 a g*, ainsi qu'avec le méristème vasculaire de la feuille *3 a*. En réalité, il ne s'est produit qu'un raccordement très simple : nous savons que les deux premières feuilles du bourgeon *b 3 a* sont dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie de la feuille *3 a*, c'est-à-dire que dans la position de la figure, l'une est placée à droite du plan médian et l'autre à gauche. Le méristème vasculaire de chacune de ces deux premières feuilles se raccorde par la voie la plus directe au méristème vasculaire inférieur voisin : ainsi la feuille de droite du bourgeon *b 3 a* va se raccorder en *b 3 a d* et la feuille de gauche en *b 3 a g*.

Nous constaterions de même que, au voisinage du faisceau *3 p*, appartenant à la troisième trace foliaire, le méristème vasculaire du bourgeon axillaire se partage en deux branches d'insertion *b 3 p d*, *b 3 p g* ; et le faisceau de la première trace, *1 p*, après s'être bifurqué, s'insère à droite et à gauche en deux demi-faisceaux : *1 p d* et *1 p g*.

Au nœud suivant (fig. 71), les mêmes faits vont se reproduire, mais dans un plan perpendiculaire à celui-ci. Les faisceaux *2 d*, *2 g*, après avoir traversé sans modification le troisième entre-nœud, se bifurquent à la hauteur du 4e segment foliaire pour se raccorder avec le méristème vasculaire de ce segment, placé sur la même génératrice. Ils donnent ainsi à droite deux demi-faisceaux *2 d a*, *2 d p*, et à gauche deux autres *2 g a*, *2 g p*.

Entre chacun de ces deux faisceaux et le faisceau médian, *4 d* ou *4 g*, se placent les deux moitiés du méristème vasculaire du bourgeon, *b 4 d a*, *b 4 d p*, à droite ; *b 4 g a*, *b 4 g p*, à gauche.

En somme, au quatrième nœud, l'ellipse vasculaire centrale a son grand axe terminé par les deux faisceaux médians des deux feuilles du 4e verticille, et son petit axe est terminé par les faisceaux médians des feuilles du 3e verticille.

L'un quelconque de ces faisceaux, *4 d* par exemple, est accompagné des deux moitiés du méristème vasculaire du bourgeon *b 4 d* et des deux demi-faisceaux de la trace foliaire *2 d* située au dessus.

Ces quatre groupes, de cinq faisceaux chacun, sont disposés en une ellipse composée théoriquement de 20 faisceaux. A partir de ce moment, on comprend que, les mêmes faits se reproduisant à

Digitized by Google

chaque nœud dans le même ordre, chacun de ces groupes pourra acquérir plus d'importance, mais les rapports et les dispositions respectives de ces groupes entre eux et de ces groupes avec les feuilles n'éprouveront plus aucune modification. Au-dessous du quatrième nœud, une coupe transversale opérée à quelque hauteur que ce soit dans un organe feuillé de Fusain présentera le type de structure de la fig. 71, ou pourra s'y laisser réduire. On peut donc dire qu'à partir de ce niveau, s'est constitué un organisme nouveau, produit par les réunions successives des traces des quatre premiers segments foliaires, et présentant désormais un type de structure

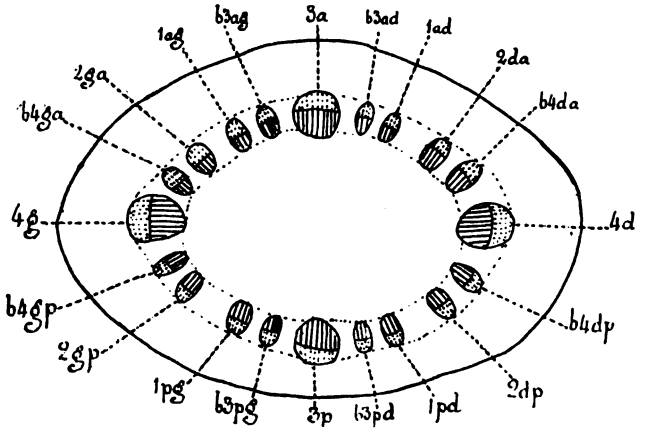


Fig. 71. — *Evonymus europaeus.* La disposition des faisceaux de la 3ᵉ trace est la même que fig. 70. En outre, on voit les faisceaux de la 4ᵉ trace *4d*, *4g*, avec leurs bourgeons axillaires représentés chacun par des faisceaux *b4da*, *b4dp*; *b4ga*, *b4gp*. Les traces *2d*, *2g*, de la fig. 70 ont donné chacune deux demi-faisceaux *2da*, *2dp*, *2ga*, *2gp*. (Cette figure est théorique).

constant : cet organisme est la *tige* et cette structure est ce qu'on appelle couramment la *structure primaire*.

Une fois constituée, la tige peut s'accroître par des moyens qui lui sont propres et qui sont communs à toutes ses parties : assises génératrices libéro-ligneuse, subérophellodermique, etc. Mais ce n'est pas ici le lieu d'entrer dans des détails sur ces points.

Avant de quitter cet exemple, il n'est peut-être pas inutile de

Digitized by Google

faire remarquer que la fig. 71 est surtout théorique. En réalité les faisceaux ne sont pas toujours groupés aussi régulièrement que je l'ai figuré. A partir du moment où une trace foliaire et un bourgeon axillaire ont bifurqué leur méristème vasculaire pour le réunir à celui d'un segment foliaire plus âgé, c'est-à-dire à partir du point où un groupe de cinq faisceaux s'est constitué, on observe, en descendant vers l'insertion foliaire située au-dessous, une condensation progressive des éléments libéro-ligneux de ces cinq faisceaux : les faisceaux du bourgeon et les 1/2 faisceaux de la trace supérieure se rapprochent peu à peu du faisceau médian du groupe. C'est la boutonnière médullaire qui se referme.

(A suivre).

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

Digitized by Google

OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

SUR LE GENRE *DUNALIELLA*

par E. C. TEODORESCO

Parmi les quelques genres que renferme la famille des Polyblépharidées, il n'y a que le *Pyramimonas* et le *Dunaliella* et jusqu'à un certain point le *Polyblepharides* qui soient suffisamment étudiés ; toutefois il reste encore à connaître chez ces organismes beaucoup de détails. La connaissance plus approfondie de ces algues inférieures ne tardera pas à relever de beaucoup l'importance de la famille, au point de vue des affinités qu'elle présente avec les Flagellées proprement dites d'une part, avec les Clamydomonadinées de l'autre. Le genre *Dunaliella* spécialement, présente une ressemblance frappante avec les Clamydomonadinées, au point de vue de l'aspect, de la structure de la cellule, de l'absence d'une membrane cellulosique ou pectique et des changements faciles de la forme du corps. Les affinités de ce genre avec les Flagellées ne sont pas moins évidentes.

J'ai étudié, dans un travail antérieur (1) l'organisation et le développement du *Dunaliella* ; peu après Cl. Hamburger a publié sur le même genre une étude (2), qui complète nos connaissances, surtout au point de vue cytologique. Dans le présent travail, je me propose d'exposer quelques observations biologiques, que j'ai eu l'occasion de faire sur ce genre et de compléter l'étude de son développement.

(1) Teodoresco : *Organisation et développement du* Dunaliella, *nouveau genre de Volvocacée-Polyblépharidée* (Beihefte 7. bot. Centralblatt, Bd. 18, Abt. 1, 1905, p. 215-232).

(2) Cl. Hamburger : *Zur Kenntniss, der Dunaliella salina und einer Amœbe aus Salinenwasser von Cagliari* (Archiv für Protistenkunde, Bd. 6, 1905, p. 111-130).

Digitized by Google

CHANGEMENTS DANS LA FORME DU CORPS

Nous savons déjà (1) que les zoospores du *Dunaliella* changent, assez facilement et de manières variées, la forme de leur corps, et que ces changements paraissent être en relation surtout avec la concentration de l'eau salée, dans laquelle on les place; mais il est probable que d'autres circonstances, encore mal déterminées, contribuent à modifier le contour des zoospores.

L'eau salée, que j'avais apportée en Mai 1904 de Lacul-sarat, est restée pendant tout l'été devant une fenêtre bien éclairée du laboratoire. En septembre, j'ai observé que le volume du liquide avait diminué de moitié par évaporation, et que l'eau s'était tellement concentrée, que des cristaux commençaient à se déposer au fond des bocaux. En faisant une préparation avec cette eau presque sirupeuse, j'ai constaté que beaucoup des zoospores présentaient un pseudopode, parfois assez long et aigu, qui ressemblait à un court flagellum (fig. 1 à 11). Le pseudopode est le plus souvent hyalin, mais parfois l'intérieur présente la même couleur que le corps de la zoospore. On pouvait observer ce fait aussi bien sur les zoospores ordinaires, que sur celles qui étaient en train de se diviser. Les mouvements de semblables zoospores ne différaient guère des mouvements des zoospores ordinaires ; mais tandis que les flagellums battent vigoureusement l'eau, les pseudopodes paraissent rester rigides et tout à fait inertes.

Dans son travail précédemment cité, Cl. Hamburger (2) dit, en parlant de la bipartition des zoospores, que le mince filet qui unit les deux cellules se rompt au niveau de la surface de l'une des zoospores et que ce filet est porté pendant un certain temps par l'autre zoospore. On pourrait croire peut-être que les pseudopodes mentionnés ne seraient que les restes de ces filets. Dans les cas observés par moi, il ne peut pas être question de ces filets et cela pour les raisons suivantes : 1° les pseudopodes, que j'ai observés, n'ont pas une position constante à la surface des zoospores; ils sont, en effet, tantôt antérieurs (3) et portent alors les flagellums à

(1) E. C. Teodorosco : l. c., p. 215.
(2) Hamburger : l. c., p. 21.
(3) E. C. Teodoresco : l. c., pl. VIII, fig. 21-22.

Digitized by Google

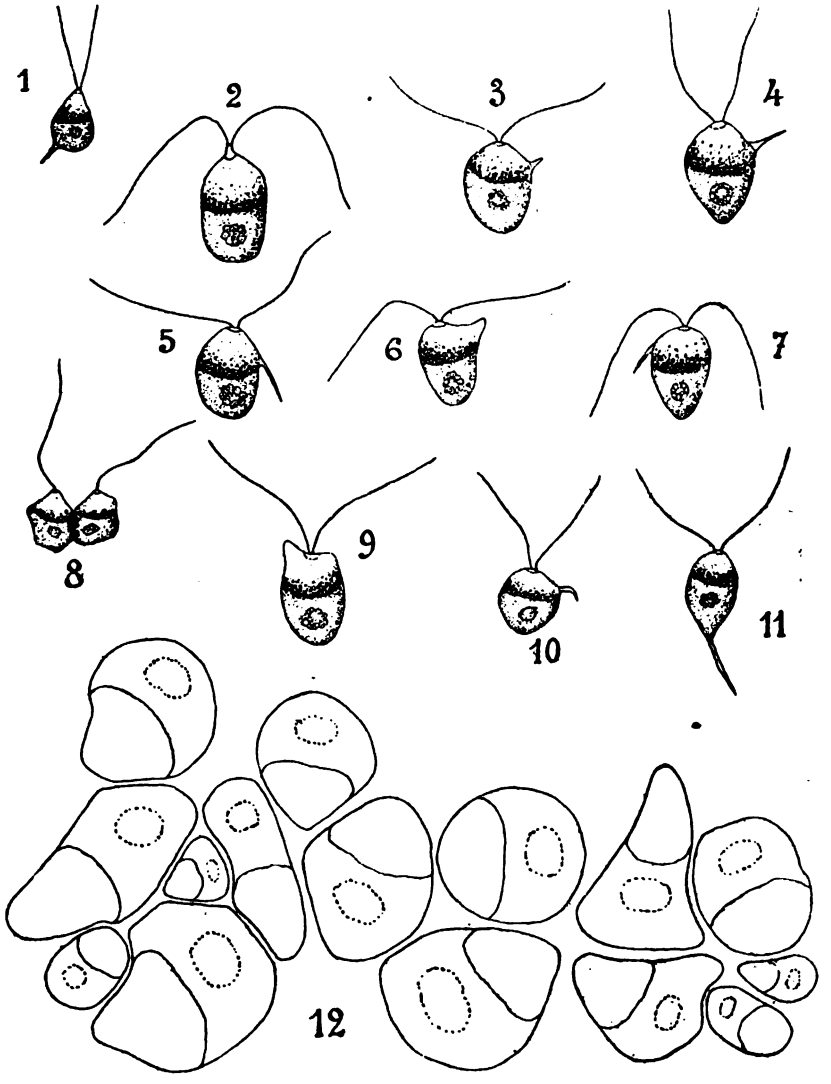


Fig. 1-12. — *Dunaliella salina*. — 1 à 11, zoospores présentant des pseudopodes de forme et de position variables ; 12, aspects des zoospores dans une couche d'eau extrêmement mince ; on y voit qu'elles s'aplatissent à la surface du support et prennent des formes irrégulières ; on n'a pas représenté les flagellums des zoospores.

Digitized by Google

leur extrémité, tantôt ils sont situés à côté des flagellums (fig. 9), tantôt postérieurs (fig. 1 et 11), ou bien occupent une position quelconque intermédiaire (fig. 3, 4, 5, 6, 7 et 10) ; 2° les pseudopodes commencent à se former même sur les zoospores en voie de division ; 3° enfin la forme des pseudopodes, qui sont souvent très épais à leur base (fig. 6 et 9), montre bien que ce ne sont pas les restes du filet, qui réunissait deux zoospores un peu avant leur séparation complète.

Je ne peux pas préciser la cause qui détermine la production de ces formes bizarres ; mais ayant observé que le phénomène se manifeste avec une grande intensité surtout lorsque les préparations sont exposées à se dessécher et quand dans la goutte d'eau commencent à se former des cristaux, j'ai tout lieu de croire que la production des pseudopodes est en relation avec l'augmentation de la concentration de l'eau. En effet, lorsqu'on place dans la chambre humide une préparation contenant des zoospores à pseudopodes, on constate que ceux-ci se rétractent au fur et à mesure que la concentration de l'eau diminue et que les cristaux, formés auparavant, commencent à se redissoudre.

Le phénomène observé par moi sur les zoospores du *Dunaliella*, n'est pas sans avoir une certaine analogie avec les phénomènes suivants, observés par O. Zacharias (1). Cet auteur a constaté qu'une solution de chlorure de sodium à 3 pour 100 a une action modificatrice curieuse sur les spermatozoïdes amoeboïdes de *Polyphemus pediculus*; à l'état normal ces spermatozoïdes sont allongés ou arrondis et pourvus de pseudopodes courts ; mais lorsqu'ils sont transportés dans une solution de sel marin à 3 pour 100, ils ne tardent pas à envoyer de nombreux pseudopodes simples ou ramifiés, toujours très longs et flagelliformes. Le phosphate de soude a une action non moins intéressante : dans une solution à 5 pour 100 de de ce sel, les spermatozoïdes de *Polyphemus* prennent une forme ayant une ressemblance d'aspect frappante avec un *Multicilia*. Zacharias a observé également que les cellules amoeboïdes de

(1) O. Zacharias : *Ueber amœboiden Bewegungen der Spermatozoiden von Polyphemus pediculus.* (Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 41, 1884, p. 252, Taf XVI). — *Experimentelle Untersuch. üb. Pseudopodienbildung.* (Biolog. Centralbl., Bd. 5, 1885, p. 259). — *Ueber Pseudopoden und Geissein.* (Biolog. Centralbl., Bd. 8, 1888, p. 548).

Digitized by Google

l'épithélium intestinal du *Stenostomum leucops* produisent chacune, lorsqu'elles sont placées dans une solution de phosphate de soude à 5 pour 100, un vrai flagellum, qui est de deux à trois fois plus long que le diamètre du corps.

Brass (1) avait signalé la présence de pseudopodes très longs et très fins chez les animaux, qui sont placés dans une solution d'alun.

Schneider (2) a observé un phénomène analogue sur les spermatozoïdes des Nématodes, lorsqu'il ajoutait à la préparation du sel marin ou de l'albumine. D'après Kühne (3), les plasmodes des Myxomycètes émettent, dans une solution à 0,1 °/₀ de NaCl ou de phosphate de sodium, des pseudopodes uniques très longs. Des phénomènes semblables ont été observés par Verworn (4) et Vahlkampf (5) sur l'*Amoeba limax*, dans une solution extrêmement diluée de potasse caustique.

Pour montrer la facilité avec laquelle les zoospores peuvent changer leur forme, suivant les circonstances, je mentionnerai encore le fait suivant : quand on place une petite goutte d'eau sur une lamelle et qu'on étend cette goutte, de sorte que l'eau forme une couche extrêmement mince, on observe que les zoospores s'aplatissent à la surface du porte-objet ; si dans ce cas les zoospores sont distantes les unes des autres, elles prennent une forme à peu près circulaire (fig. 13) ; si, au contraire, elles sont en grand nombre et qu'en s'aplatissant elles viennent à se toucher, alors elles prennent des formes tout à fait irrégulières, comme on peut voir par la fig. 12. Cet aplatissement des zoospores s'observe souvent dans des gouttes suspendues, qui s'évaporent lentement ; dans ce cas, il reste sur les bords de la goutte une mince couche d'eau, où les zoospores sont aplaties (fig. 13), tandis que vers le centre de la préparation où la goutte possède encore une grande épaisseur, les zoospores gardent leur forme normale (fig. 14). Si l'eau continue à s'évaporer, les zoospores aplaties se désorganisent

(1) Cité par O. Zacharias l. c., 1886, p. 262.

(2) Cité par O. Zacharias l. c., 1886, p. 261.

(3) Kühne : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*, 1864.

(4) Verworn M. : *Psychologische Protistenstudien*, Jena, 1899.

(5) Vahlkampf E. : *Beiträge Z. Biologie u. Entwickelung von Amœba limax*, Archiv f. Protistenkunde, Bd. 5).

Digitized by Google

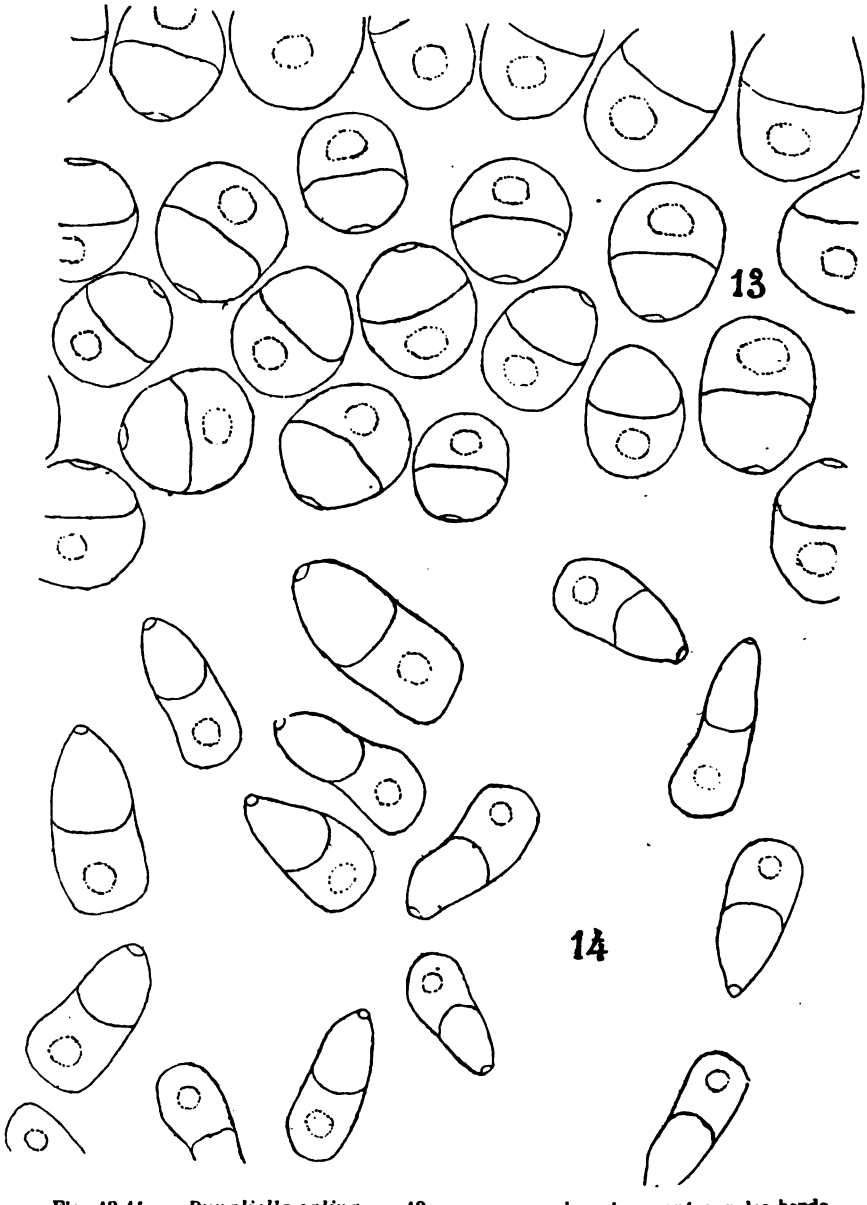


Fig. 13-14. — *Dunaliella salina*. — 13, zoospores qui se trouvent sur les bords d'une goutte suspendue où la couche d'eau est très mince ; les zoospores ont pris une forme plus ou moins circulaire ; 14, zoospores de la même préparation vers le centre de la goutte où la couche d'eau est suffisamment épaisse. On n'a pas représenté les flagellums des zoospores.

Digitized by Google

et se décolorent; parfois, mais assez rarement, la désorganisation commence par la vacuolisation du chloroleucite (fig. 75, Pl. 7); lorsqu'on place les zoospores aplaties dans une goutte d'eau concentrée, elles reprennent leur forme normale.

De ce qui précède, on voit que le corps du *Dunaliella* présente, dans la forme du corps, des variations beaucoup plus grandes que les autres Polyblépharidées; cela tient à la membrane très souple et très extensible des zoospores, qui n'est incrustée ni de cellulose, ni de substances pectiques, comme le montrent les réactions avec le rouge de ruthénium, le chloroiodure de zinc, l'acide sulfurique et l'iode, etc.

STRUCTURE INTERNE

A ce qu'on connaît déjà, j'ai à ajouter encore quelques détails sur la structure interne des zoospores.

L'amylosphère, qui entoure le pyrénoïde, est composé de grains d'amidon relativement grands; ces grains, le plus souvent ovales-allongés, sont disposés d'habitude régulièrement autour du noyau protéique central. Mais lorsque le corps s'aplatit, comme nous l'avons décrit précédemment (fig. 12 et 13), alors l'amylosphère se déforme et les granules d'amidon apparaissent irrégulièrement disposés (fig. 15, 16 et 17). Le pyrénoïde avec l'amylosphère sont souvent très volumineux par rapport au chromatophore et occupent parfois la moitié et même plus de la moitié de celui-ci. Le chromatophore subit, sous l'influence de circonstances défavorables, une réduction assez sensible; dans ce cas il n'occupe que le tiers postérieur de la zoospore, comme on peut le voir par la fig. 18, dessinée d'après une zoospore verte; le stigma lui-même descend alors dans la moitié inférieure du corps.

A propos de l'hématochrome, j'avais dit dans mon précédent travail (1), qu'il imprègne le corps tout entier. D'après Cl. Hamburger (2) ce pigment se présente sous forme de petites gouttelettes, qui ne seraient localisées que dans la couche alvéolaire (la plus externe) du protoplasma. J'avoue que malgré les efforts que

(1) E. C. Teodoresco : l. c., p. 221.

(2) Cl. Hamburger : l. c., p. 115.

Digitized by Google

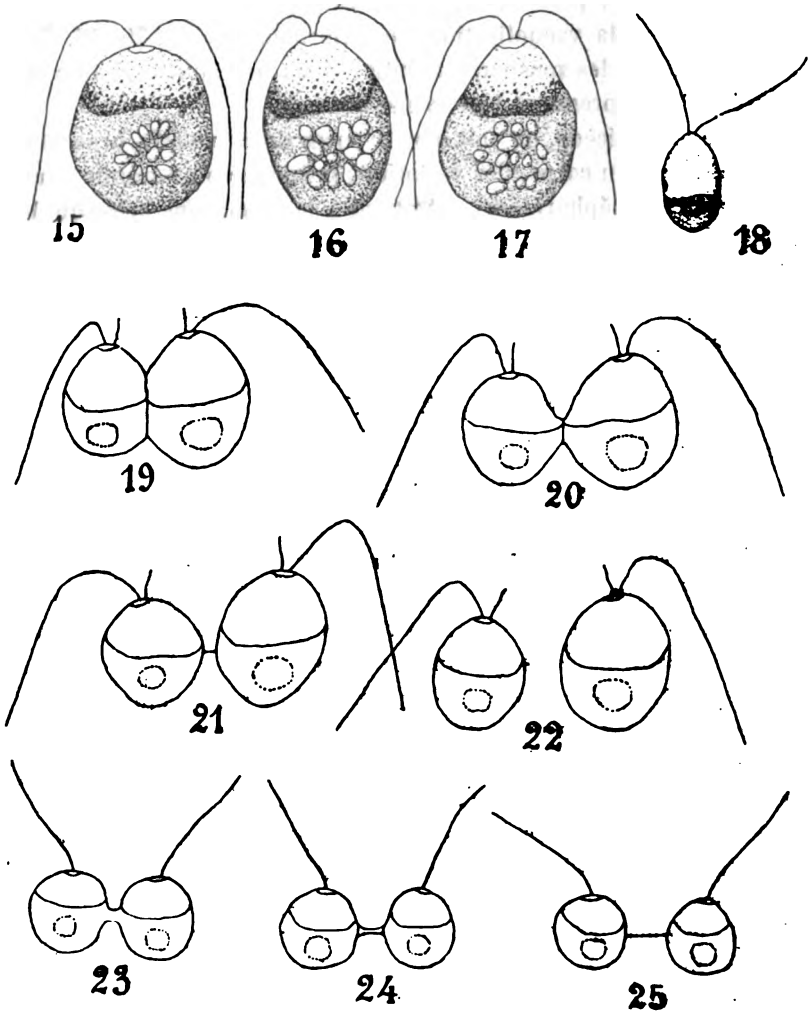


Fig. 15-25. — 15 à 17, zoospores de *Dunaliella salina*, dans lesquelles on voit la disposition irrégulière des grains d'amidon, qui entourent le pyrénoïde, par suite de l'aplatissement des zoospores dans une couche extrêmement mince d'eau ; 18, zoospores de *Dunaliella viridis*, dont le chromatophore est très réduit à cause des circonstances défavorables de vie (obscurité) ; 19 à 22, bipartition inégale d'une zoospore de *Dunaliella salina* ; 23 à 25, bipartition égale d'une zoospore de *Dunaliella salina* ; dans la dernière phase (25), les zoospores filles ne sont réunies que par un mince et long filet.

Digitized by Google

j'ai fait pour arriver à la vérification de ce fait, il m'a été impossible de voir la disposition seulement périphérique de l'hématochrome et je n'hésite pas à croire que ce pigment imprègne tout le corps des zoospores, excepté, bien entendu, l'extrémité antérieure, à l'endroit de l'insertion des flagellums. Un fait, qui vient à l'appui de mon opinion est, entre autres, le suivant : lorsque, dans certaines circonstances défavorables, le chromatophore se vacuolise (fig. 75, Pl. 7), alors le corps des zoospores apparaît absolument transparent et incolore à l'endroit des vacuoles, ce qui ne devrait pas arriver, si le pigment rouge n'était localisé que dans la couche périphérique du protoplasma. D'ailleurs partout où l'on rencontre de l'hématochrome chez les Algues (*Hæmatococcus*, états de repos des diverses Volvocinées, Protococcacées et Palmellacées, œufs de *Sphæroplea* et *Bulbochaete*, cellules de *Trentepohlia*, etc.), il se dépose aussi bien dans le cytoplasma, que dans les chromatophores. Il en est de même chez l'*Euglena sanguinea*, parmi les Flagellées ; ici d'après Dangeard (1) « l'hématochrome se dépose dans le cytoplasme sous forme de granulations rouges, qui s'accumulent d'abord dans la partie centrale et finissent, peu à peu, par remplir tout le corps dans les intervalles laissés libres par le noyau et les grains de paramylon ; les chloroleucites eux-mêmes disparaissent à l'observation. »

Quant à l'odeur agréable de violette, qu'exhalent les zoospores du *Dunaliella*, elle est due sûrement à l'hématochrome. Cet hématochrome n'est qu'une variété de carotine, dont il présente les réactions chimiques essentielles ; comme la carotine et l'hématochrome de certaines *Trentepohlia* (surtout celui de *Trentepohlia lolithus*, Veilchenmoos ou Veilchenstein des Allemands), le pigment rouge des Dunalielles possède cette odeur caractéristique de violette ou de carotte (2). Il semble que même l'hématochrome de l'*Hæmatococcus* exhale le même parfum, car Flotow (3) écrit que l'*Hæmatococcus Kermesinus* (identique à l'*Hæmatococcus pluvialis*) « hat Veilchengeruch ».

(1) Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (Le Botaniste, 8e série, 1902, p. 64).

(2) A propos de l'hématochrome du *Trentepoplia lolithus*, Zopf (*Zur Kenntniss der Färbungsursachen niederer Organismen*, 1892) dit « riecht deutlich nach Mohrrüben, oder wie anderen sagen nach Veilchen ».

(3) J. V. Flotow : Beobachtungen über *Hæmatococcus pluvialis* und seine Verwandlungen. Nova Acta Acad. Caes. Leopold. Carol., Bd. XX, 2, 1844.

Digitized by Google

Lorsqu'on cultive, pendant longtemps, les zoospores à hématochrome dans une solution assez diluée et à l'ombre, on constate qu'elles deviennent complètement vertes; on peut alors se convaincre que *ces zoospores sont bien dépourvues de stigma.* Quand nous aurons étudié, dans les paragraphes suivants, les autres caractères du *Dunaliella* et surtout son développement, nous arriverons à la conclusion qu'il faut distinguer dans ce genre deux espèces, bien caractérisées, dont l'une possédant un stigma, l'autre n'ayant pas ce point rouge.

Il paraît que les zoospores peuvent perdre leurs flagellums et les former de nouveau, sans passer à l'état de kyste. En effet, j'ai observé, dans des préparations faites avec de l'eau concentrée, des zoospores ayant deux flagellums très courts (fig. 62 et 63, Pl. 7). Dans ce cas, les zoospores ne font que vibrer sur place; elles ne peuvent pas se déplacer ou bien se déplacent très peu; les flagellums s'agitent d'habitude mollement à droite et à gauche, mais de temps en temps ils présentent des mouvements ondulatoires très rapides (fig. 63). La croissance en longueur de ces organes ne paraît pas se faire très vite; ainsi, par exemple, chez la zoospore représentée dans la fig. 62, les flagellums avaient à onze heures du matin 5,4 μ de longueur; à une heure de l'après midi, leur longueur n'avait atteint que 10,5 μ.

DIVISION DU CORPS.

Quand une zoospore se divise, les deux moitiés sont égales; mais la bipartition peut être parfois inégale (fig. 19 à 22), comme j'ai pu m'en convaincre maintes fois. En apercevant ces bipartitions j'avais cru tout d'abord que j'avais affaire à des copulations de gamètes de différentes grandeurs, mais en suivant les groupes pendant quelque temps, j'ai vu que ce sont des zoospores qui se divisent.

On sait que dans la dernière phase de la bipartition, les deux zoospores filles sont réunies par un pont, ce qui donne au groupe l'aspect d'un haltère. Ce pont est généralement court; mais il n'est pas rare de le voir s'allonger excessivement, sans se rompre et prendre la forme d'un mince filet, qui égale, en longueur, le diamètre du corps (fig. 23 à 25). Un fait curieux et intéressant à remar-

Digitized by Google

quer, c'est que dans ce cas le filet qui unit les zoospores filles est très élastique, de sorte que leurs mouvements sont, jusqu'à un certain point, indépendants; chaque zoospore tourne dans un plan perpendiculaire au filet d'union. En suivant alors, pendant quelque temps, le groupe, on observe que les zoospores ont tantôt leurs axes longitudinaux parallèles, les extrémités ciliées étant dirigées dans le même sens (fig. 28, Pl. 6), ou en sens inverse (fig. 26); tantôt ces axes sont perpendiculaires l'un sur l'autre (fig. 27), ou bien font ensemble un angle quelconque.

REPRODUCTION SEXUELLE.

Je passe maintenant aux phénomènes de reproduction, sur lesquels je suis en mesure de donner, cette fois-ci, des renseignements à peu près complets. Les observations que j'ai faites, depuis la publication de mon premier travail, sur ce même sujet, m'ont donné des résultats beaucoup plus satisfaisants sur la formation du zygote. J'ai réussi à trouver un très grand nombre de cas de reproduction sexuée, aussi bien chez les Dunalielles vertes que chez les Dunalielles à hématochrome.

Entre les gamètes verts, pourvus de stigma, la copulation se fait toujours de la même manière (fig. 29-33, Pl. 6 et 69-71, Pl. 7), les deux gamètes qui s'unissent sont égaux, ou bien diffèrent très peu l'un de l'autre au point de vue des dimensions. Lorsqu'ils se rencontrent, ils se palpent pendant un certain temps par leurs extrémités antérieures, ensuite ils se joignent deux à deux par la papille antérieure. Au commencement les deux gamètes sont disposés suivant le même axe (fig. 29, Pl. 6bis); mais ils ne tardent pas à se placer, côte à côte, en formant un angle de plus en plus aigu (fig. 30, 31 et 32); puis l'union s'établit peu à peu jusqu'à la partie postérieure, tandis que les quatre flagellums persistent à la partie antérieure (fig. 33). La copulation dure dix minutes tout au plus; arrivé dans la phase représentée dans la fig. 33, le zygote, qui possède des mouvements très vifs, disparaît du champ du microscope, et il erre, sous cette forme, pendant un temps que je n'ai pu déterminer. J'ai vu très bien et très souvent la copulation des gamètes verts: dans une goutte suspendue, on observe parfois des centaines de cas d'union, qui sont d'autant plus faciles à voir, que

Digitized by Google

les gamètes gagnent, le plus souvent, la périphérie de la préparation.

Passons maintenant à la copulation des gamètes à hématochrome. Ceux-ci sont un peu plus petits que les zoospores (13,5 à 16 μ de longueur et à peu près 8 μ de largeur), mais présentent la même structure que les zoospores ordinaires et sont, comme celles-ci, dépourvus de stigma. L'absence du stigma ne peut être constatée, bien entendu, que sur les gamètes qui ont perdu l'hématochrome par une culture prolongée dans l'eau très diluée et à l'ombre. Ici l'union normale s'effectue exactement comme chez les Dunalielles vertes (fig. 72-74, Pl. 7), et le zygote, pourvu de quatre flagellums, disparaît du champ du microscope. Parfois on voit un gamète plus riche en hématochrome s'unir à un autre beaucoup plus pauvre. Chez les Dunalielles vertes, j'ai vu souvent trois gamètes copuler ensemble soit par leurs extrémités antérieures, soit d'une autre manière; ainsi par exemple (fig. 69, Pl. 7) deux gamètes commencent à se joindre par leurs bouts antérieurs et au bout de quelques minutes un autre gamète vient s'accoler par son extrémité postérieure à l'extrémité postérieure d'un des gamètes précédents. De semblables cas d'union accidentelle de trois gamètes ont été observés par Dangeard (1) et par Goroschankine (2) chez le *Chlamydomonas Ehrenbergii* et par Prowazek (3) chez les Polytomes.

Je ne saurais préciser avec exactitude les circonstances, qui favorisent la copulation des gamètes à hématochrome ; on trouve, il est vrai, çà et là, dans chaque préparation des cas isolés d'union, mais ce n'est que rarement, que j'ai pu observer des épidémies, pour ainsi dire, de copulations. Dans mes expériences sur l'action des différents sels, expériences que je rapporterai plus loin, j'ai observé qu'en transportant les zoospores de leur milieu naturel (eau salée du lac), dans une solution concentrée de sulfate de magnésie ou de soude, on aperçoit, au bout de deux jours, de très nombreuses copulations. Parfois, mais non pas toujours, on observe la même chose dans des préparations qui sont restées

(1) Dangeard : *Recherches sur les Algues inférieures*. (Ann. d. sc. nat., Bot., VII° Série, t. 7, 1888, pl. 12, fig. 15).

(2) Goroschankine : *Beiträge z. Kenntniss d. Morphol. u. Syst. d. Chlamydomonaden*. (Bull. soc. impér. natural. de Moscou, t. V, 1891, p. 130, pl. III, fig. 15).

(3) Prowarek : *Flagellatenstudien*. (Archiv f. Protistenkunde. Bd. II, 1903, p 206, Taf. 6, fig. 60).

Digitized by Google

deux à trois jours à l'obscurité et qu'on transporte ensuite à la lumière. J'ai observé également une épidémie de copulations dans des préparations faites avec des zoospores prises dans une eau très concentrée et transportées brusquement dans une goutte d'eau très diluée, qui était formée d'une partie d'eau salée concentrée et de 30 parties d'eau distillée. A cause de ce transport brusque, il est évident qu'une partie des zoospores ont péri, mais la plupart, qui se sont arrondies tout d'abord, se sont accommodées au nouveau milieu et au bout de deux jours, j'ai pu observer dans cette préparation des copulations extrêmement nombreuses.

Mais à côté de ces copulations, on trouve, dans presque toutes les préparations, des formes bizarres (fig. 35-46, Pl. 6 et 6bis), appartenant seulement à l'Algue pourvue d'hématochrome, ayant l'aspect de zygotes en formation, qui proviendraient de l'union capricieuse des gamètes ; dans mon précédent travail, j'avais considéré ces formes comme étant des zygotes. Ces produits anormaux sont mobiles et leurs mouvements paraissent être de très longue durée, car j'en ai observé qui se mouvaient au moins deux ou trois jours. Si c'étaient vraiment des copulations, alors l'union des gamètes serait très variable, pouvant s'établir soit d'avant en arrière, soit d'arrière en avant (fig. 35 à 37 et 44, Pl. 15 et 16), soit par les bouts postérieurs, ou même par les faces latéro-postérieures et dans ce dernier cas, les extrémités antérieures étant dirigées en sens inverse (fig. 38 à 40, 45 et 46) ; enfin les gamètes qui copulent seraient parfois de taille très inégale (fig. 41-43, Pl. 16).

Cette variation dans le mode de copulation chez les Dunalielles serait, peut-être, facilitée par la présence de la couche gélatineuse, qui entoure les zoospores et les gamètes et dont l'existence a été mise en évidence par Cl. Hamburger (1). Une variation semblable a été observée par De Bary, dans les copulation des gamètes chez l'*Acetabuleria mediterranea* (2). C'est ainsi que ma figure 35 correspond à la figure 14*e* de De Bary ; mes figures 38, 39 et 40, aux figures 14 *c*, *d* du même auteur.

Une question se pose maintenant : les formes anormales, que j'ai mentionnées précédemment, sont-elles vraiment des copula-

(1) Cl. Hamburger : l. c., p. 114.

(2) De Bary et E. Strasburger : *Botanische Zeitung*. (Bd. 35, 1877, Tafel XIII, fig. 14 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *h*).

Digitized by Google

tions, ou bien ne sont-ce que des commencements de bipartition, qui, empêchées par une cause quelconque, restent dans cet état pendant un certain temps ?

Dans mon précédent travail, n'ayant pas pu observer la formation des vrais zygotes, j'avais considéré ces formes capricieuses comme des zygotes non achevés ; mais ce n'était qu'une conjecture, que je ne pouvais appuyer sur aucune observation directe ; en effet, je n'ai jamais vu le *commencement* d'union des gamètes donnant naissance à ces formes anormales ; maintenant je reconnais volontiers qu'il est bien possible que ce ne soient que des zoospores monstrueuses, des bizoospores ou individus doubles, comme on les appelle. De semblables individus doubles (Doppel-Individuen) ont été observés par Goroschankine (1) chez le *Chlamydomonas Braunii* et chez le *Chloromonas reticulata*; de même par Dill (2) chez le *Chlamydomonas angulosa*. Stein représente sur la planche XV de son ouvrage classique (3) de semblables individus doubles du *Chl. Pulvisculus* qu'il considérait d'ailleurs comme des états de copulation. Il en est de même de la bizoospore d'*Hæmatococcus pluvialis*, que Velten figure dans une note consacrée à cette Volvocacée (4). D'autre part, les individus doubles (Doppeltiere), observé par Rhumbler chez le *Difflugia lobostama* (5), sont considérés par cet auteur, ainsi que par Lang (6) « wohl sicher das Resultat einer dauernden karyogamischen Verschmelzung von zwei ursprünglich getrennten Individuen », c'est-à-dire comme des copulations.

Quant aux individus doubles de *Dunaliella*, il importe de remarquer tout d'abord leur fréquence. Dans chaque préparation microscopique, on observe un certain nombre de ces individus mobiles ; parfois même, ils sont assez abondants, et cela dans des préparations où l'on observe, en même temps, des centaines de cas de bipartitions, qui suivent leur marche normale. J'ai constaté ensuite que ces individus doubles, toutes les fois qu'il m'a été possible de les suivre pendant assez longtemps, mani-

(1) Goroschankine : l. c., t. IV, 1890, p. 507, tab. 14, fig. 4 et t, V, 1891, p. 126.
(2) Dil : *Die Gattung Chlamydomonas*. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 28, p. 338.).
(3) Stein : *Der Organismus der Infusionsthiere*, III, 1, pl. XV, fig. 19-26.
(4) Velten : Bot. Zeitung, 1870, Taf. V, A.
(5) Rhumbler, *Zelleib-, Schalen-und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden*. (Biol. Centralbl., Bd. 18, 1898).
(6) A. Lang : *Protozoa*, 1901, p. 91 et 270.

Digitized by Google

festent une tendance à s'arrondir ; ils font cela lentement, il est vrai, mais ils n'en présentent pas moins cette tendance. Voir, par exemple, les figures 47 *a*, *b*, *c* et les fig. 11 à 19, pl. IX, de mon précédent travail (1). Or c'est justement cet arrondissement des individus doubles qui reste inexplicable, si nous admettons que tous ces corps ne sont que des zoospores en état de bipartition arrêtée ; car pourquoi, dans les mêmes conditions, les zoospores normales ne s'arrondissent-elles aussi ? D'autre part, toutes les fois qu'on observe les bipartitions normales, c'est-à-dire qui s'accomplissent *rapidement*, elles sont toujours *longitudinales* ; j'ai suivi des centaines de cas de division, et je n'ai jamais vu ni des divisions transversales ou obliques, ni des divisions longitudinales s'effectuant seulement d'avant en arrière ou seulement d'arrière en avant.

ÉTATS DE REPOS.

J'avais dit, dans mon précédent travail, basé sur quelques faits, que d'après, toutes les probabilités, le zygote continue ses mouvements et se comporte, dans les conditions favorables de vie, comme une zoospore ordinaire ; il ne passerait donc pas à l'état de repos. Depuis, j'ai réussi à trouver des zygotes à l'état de repos ; mais cela est arrivé sous l'influence de circonstances défavorables, comme on verra par ce qui suit.

Partant de cette supposition que lorsque l'eau, dans laquelle vivent les zoospores, s'évapore lentement, celles-ci doivent passer à l'état de repos, j'ai fait, à titre d'essai, l'expérience suivante : le 15 novembre je renverse une lamelle porte-objet, portant une goutte d'eau salée, sur l'ouverture d'un petit tube, contenant au fond un peu d'eau distillée. Ce tube était donc imparfaitement fermé, de sorte que l'eau distillée, ainsi que l'eau salée, s'évaporaient, mais très lentement. Cette dernière devenait donc de plus en plus concentrée et les zoospores qu'elle contenait se déplaçaient avec difficulté dans ce liquide presque sirupeux. Au bout d'un mois, vers le 15 décembre, j'ai constaté avec satisfaction la présence de nombreux états de repos. C'étaient en effet des hypnozygotes. Ils sont sphériques (fig. 48 à 52, Pl. 6bis), entourés par une seule mem-

(1) E. C. Teodoresco, l. c.

Digitized by Google

brane (1) de couleur rouge brique plus ou moins foncé ; cette membrane est lisse ; je n'ai vu aucune ornementation, quoique j'ai examiné depuis des centaines d'hypnozygotes âgés de presque six mois. Le contenu a pris une couleur rouge brique, beaucoup plus foncée que celle des zoospores à hématochrome, qui se trouvaient encore dans la préparation. Dans le contenu des hypnozygotes on peut distinguer, au commencement, le chromatophore et deux pyrénoïdes ; mais tandis que plus tard le chromatophore devient méconnaissable, les deux pyrénoïdes sont presque toujours visibles ; en outre on y voit constamment des globules brillants et divers granules plus ou moins gros. Il ne m'a jamais été possible de découvrir sur le vivant la moindre chose qui ressemblât à un noyau. Le contenu des hypnozygotes est souvent plus ou moins contracté, parfois même assez fortement et, dans ce dernier cas, il se trouve soit au centre, soit rejeté sur le côté (fig. 52, Pl. 6bis). La membrane de l'hypnozygote n'est pas cellulosique, elle ne contient pas non plus de substances pectiques, comme le montre les réactions qu'elle donne avec le chloroiodure de zinc et le rouge de ruthénium. En traitant une préparation par le chloroiodure de zinc ou par l'iodure de potassium, j'ai pu constater que la couleur des hypnozygotes ne change d'abord pas du tout, tandis que les zoospores rouges, qui se trouvent dans la même préparation, prennent une couleur bleu-noirâtre ; ces réactifs, ainsi que d'autres, ne peuvent donc pas traverser facilement la membrane des zygotes. Cl. Hamburger (2) dit également à propos des cystes : « die Färbung des Inhalts misslang bisher vollständig ».

Pour montrer que les zygotes ne se forment que dans des circonstances défavorables, j'ai fait encore plusieurs expériences, dont je rapporte ici quelques-unes.

J'ai fait le 17 décembre six préparations avec de l'eau sursalée, et je les ai renversées sur l'ouverture de six petits tubes (de 8 centimètres cubes de capacité), contenant de l'eau distillée. Le tube n° 1 contenait 1 cm. c. d'eau distillée, les autres, n° 2, 3, 4, 5 et 6, contenaient chacun 2, 3, 4, 5, 6 cm. c. d'eau, de sorte que le volume

(1) Les kystes possèdent, d'après Cl. Hamburger (l. c. p. 125), deux membranes, dont l'externe est pourvue de petites protubérances rapprochées et arrondies.

(2) Cl. Hamburger, l. c. p. 125.

Digitized by Google

de l'atmosphère confinée dans chacun de ces tubes allait en décroissant, depuis le n° 1 jusqu'au n° 6, tandis que l'humidité augmentait dans le même sens. Les préparations qui recouvraient les six tubes étaient donc exposées, les unes à maintenir à peu près leur concentration primitive, ce qui est arrivé au plus haut degré à la préparation n° 6, tandis que l'eau salée des autres préparations s'est concentrée de plus en plus, ce qui est arrivé le plus à la préparation n° 1. Les préparations sont restées dans cet état jusqu'à la fin du mois de juin, quand j'écris ces lignes. Pendant ce temps, j'ai eu soin de maintenir, autant que possible, la même quantité d'eau dans chacun des six tubes. Les résultats que j'ai obtenus sont résumés dans le tableau suivant :

I. *Expérience commencée le 17 décembre 1904* :

N° de la préparation.	1	2	3	4	5	6
Quantité d'eau distillée contenue dans chaque tube.....	1 cm. c.	2 cm. c.	3 cm. c.	4 cm. c.	5 cm. c.	6 cm. c.
État des préparations :	Hypnozygotes	Hypnozygotes	Hypnozygotes	Hypnozygotes	Hypnozygotes	Hypnozygotes
Le 29 décembre 1904.	aucun	aucun	aucun	aucun	aucun	aucun
Le 9 janvier 1905..	nombreux	»	»	»	»	»
Le 27 janvier 1905.	très nombreux	assez nombr.	»	»	»	»
Le 7 février 1905..	»	nombreux	»	»	»	»
Le 25 février 1905.	»	»	assez nombr.	»	»	»
Le 17 mars 1905...	»	»	nombreux	quelques	»	»
Le 20 juin 1905...	»	très nombreux	très nombreux	assez nombr.	»	»

Digitized by Google

II. *Expérience commencée le 29 janvier 1905 :*

Numéro de la préparation. .	1	2	3
Quantité d'eau distillée contenue dans le tube.....	4 cm. c.	6 cm. c.	6 cm. c.
État des préparations :			
Le 17 mars.....	Quelques hypnozygotes.	Aucun hypnozygote.	Aucun hypnozygote.
Le 20 juin.....	Nombreux »	» »	» »

Parmi les conditions qui favorisent la formation du zygote et son passage à l'état de repos, l'une des plus intéressante paraît être la concentration de l'eau. La température, la lumière, l'épuisement du milieu nutritif, l'empêchement de l'assimilation chlorophyllienne (à l'obscurité), ne semblent pas être des causes déterminantes pour la formation des zygotes. Dans l'eau, qui ne dépasse un certain degré de concentration, les hypnozygotes ne se forment pas ; c'est de cette manière qu'on peut s'expliquer pourquoi dans la préparation n° 1, du 17 décembre, qui est exposée à une atmosphère peu humide, les hypnozygotes apparaissent au bout de 23 jours, tandis que dans les préparations n°s 2, 3 et 4, ces zygotes se forment d'autant plus tard, que l'atmosphère est plus humide ; enfin, dans les préparations n°s 5 et 6, qui sont maintenues très humides, on ne voit aucune trace de zygote au bout de six mois.

Les différents sels, qu'on emploie dans la préparation de la solution nutritive de Knop ont une action variable, suivant le sel. Ainsi dans une solution concentrée (jusqu'à la saturation) de nitrate de potasse, les zoospores paraissent vivre un temps indéfini et se portent très bien ; au bout de 50 jours, je n'ai vu aucun hypnozygote ; tandis que dans une solution concentrée de sulfate de soude ou de sulfate de magnésie, on constate, au bout de deux jours, la formation d'un très grand nombre de zygotes, qui passent immédiatement à l'état de repos. J'ai observé que les copulations sont également favorisées, quand on transporte brusquement les zoospores d'une eau sursalée dans une eau très diluée.

Digitized by Google

Tandis que les copulations des Dunalielles à hématochrome ne sont abondantes que dans les circonstances précédemment citées et probablement dans d'autres, encore non déterminées, chez les Dunalielles vertes (c'est-à-dire celles dont les zoospores sont pourvues de stigma rouge), on observe assez souvent et dans presque chaque préparation, des unions assez fréquentes de gamètes. Les gamètes à hématochrome produisent des zygotes rougeâtres, tandis que les zygotes provenant de gamètes verts (à stigma) sont toujours verts et possèdent une membrane hyaline.

GERMINATION DES HYPNOZYGOTES.

Pour provoquer la germination des formes de repos, on n'a qu'à exposer les préparations à une atmosphère très humide ; de cette manière la concentration de l'eau salée diminue fortement. On voit alors le contenu des zygotes se diviser d'abord en deux, ensuite en quatre zoospores (fig. 47, 53 et 54, Pl. 6bis), qui sont mises en liberté par la déchirure de la membrane (fig. 54, 55 et 56). Les hypnozygotes à hématochrome *produisent toujours des zoospores à hématochrome*, tandis que les hypnozygotes verts n'engendrent que des zoospores vertes, ayant chacune un stigma rouge.

(A suivre).

Digitized by Google

SUR L'ÉPIDERME DES PLANTES AÉRIENNES

par L. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE

Dans une note précédente (1) j'ai fait voir que chez les plantes aquatiques, et en particulier dans leurs organes submergés, la cuticule, si mince qu'elle fût, laissait distinguer deux lames superposées, l'épicuticule et la cuticule proprement dite. La substance fondamentale de ces lames est un composé pectique, non mélangé de cellulose, auquel viennent s'adjoindre des substances secondaires dont les principales sont la cutine, un aldéhyde, un ou plusieurs corps azotés, des phosphates ou des silicates, et quelquefois de la lignine.

On peut se demander si cette structure se retrouve chez les plantes aériennes, dont la surface libre et cutinisée est en contact non pas avec l'eau, mais avec l'atmosphère.

J'ai limité cette étude, dans la présente note, aux Angiospermes, car les Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires m'ont offert quelques faits particuliers qui méritent une étude à part.

Je me suis adressé d'abord plus spécialement aux espèces à cuticule mince, qui morphologiquement ont le plus de ressemblance avec les plantes aquatiques étudiées précédemment, puis aux espèces à cuticule épaisse qui s'en éloignent davantage ; cette division est d'ailleurs assez arbitraire et n'a de valeur que par la commodité qu'elle apporte dans l'exposition du sujet.

I

Les plantes à cuticule mince que j'ai le plus étudiées sont : *Cheiranthus Cheiri*, *Brassica oleracea*, *Viola odorata*, *Fragaria elatior*, *Philadelphus caronarius*, *Sedum reflexum*, *S. Anacampseros*, *Cephalaria alpina*, *Leucanthemum vulgare*, *Pyrethrum macrophyllum*, *Convallaria maialis* (rhizome), *Ornithogalum umbellatum*, *Amaryllis lutea*, *Iris florentina*, *Tamus communis* et *Arum italicum*.

(1) *Revue générale de Botanique*, t. 18, p. 289, 1906.

Digitized by Google

A ces espèces on peut en joindre quelques autres, comme *Helleborus niger*, *Pæonia officinalis*, *Ruta graveolens*, *Narcissus poeticus*, etc., chez lesquelles la cuticule, déjà plus épaisse et bien limitée du côté interne, établit un passage aux plantes plus xérophiles où les lames cutinisées atteignent le maximun de développement présenté par cet organe de protection.

Dans toutes ces plantes les réactifs de la cutine se fixent fortement sur une mince lame extérieure qui occupe la même position et qui se présente sous le même aspect que celle que j'ai désignée du nom d'épicuticule chez les plantes aquatiques. Au-dessous de cette épicuticule on trouve toujours la membrane externe de l'épiderme fortement cutinisée sur une étendue plus ou moins considérable, et c'est à cette lame, ordinairement plus épaisse que la précédente, que j'ai réservé le nom de cuticule proprement dite, en dedans de cette cuticule se trouvent souvent des couches moins cutinisées, les couches cuticulaires.

Au niveau des stomates on voit toujours l'épicuticule et la cuticule recouvrir les portions des cellules qui sont en contact direct avec l'atmosphère : c'est ainsi que la chambre sous-stomatique, lorsqu'elle existe, les cellules de bordure, si profondément qu'elles soient situées, sont toujours bien cutinisées. Le plafond des chambres sous-stomatiques est toujours muni d'une lame cutinisée qui s'étend plus ou moins loin suivant les espèces auxquelles on a affaire et qui diminue progressivement d'épaisseur. Cette diminution porte d'abord sur la cuticule, et l'épicuticule se prolonge plus loin pour ne disparaître qu'ensuite. Au contraire, lorsque dans les cellules de bordure du stomate il se produit des épaississements formant des crêtes cutineuses, c'est à la cuticule qu'ils appartiennent et l'épicuticule conserve toujours à ce niveau la même épaisseur.

Dans les chambres sous-stomatiques on peut admettre que la cutinisation a une tendance à révéler des surfaces internes, toutefois les lames qui ont subi ce phénomène sont toujours en contact direct avec l'atmosphère. Il est cependant des cas, chez certaines plantes aériennes, où la cutinisation a lieu dans des parois qui sont à l'abri de l'air (*Helleborus niger*, *Pæonia officinalis*, *Cheiranthus Cheiri*, etc.). On observe en effet chez ces espèces, dans les angles des cellules, entre l'épiderme et les cellules sous-jacentes,

Digitized by Google

des portions cutinisées affectant sur une coupe transversale la forme de triangles, de carrés ou de losanges irréguliers et à côtés concaves. Ces portions correspondent aux dilatations des lames pectiques pures qui se font toujours aux angles des cellules quand il ne se forme pas de méats. Ces *joints* cutinisés, lorsqu'ils existent, sont répartis irrégulièrement et souvent séparés par d'autres joints non cutinisés. Lorsque deux joints voisins se cutinisent il peut se faire qu'une mince lame également cutinisée s'étendant le long de la lame intercellulaire, ou se confondant avec cette dernière les réunisse. D'autres fois c'est la lame intercellulaire des cloisons radiales de l'épiderme qui subit la cutinisation et le joint se trouve faire suite ainsi à la cuticule. Mais dans aucun de ces cas je n'ai distingué de lame qui puisse être assimilée à l'épicuticule, et qui se réunisse à celle-ci.

Au contraire dans les poils tecteurs simples ou ramifiés, j'ai toujours trouvé une lame mince cutinisée, très nettement délimitée à l'extérieur et à l'intérieur, qui est la continuation de l'épicuticule. Il en est de même des poils sécréteurs.

La répartition de la cutine étant ainsi établie dans l'épiderme des plantes terrestres à cuticule relativement mince, voyons maintenant la distribution des autres corps secondaires accompagnant la cutine. Toutes les espèces que j'ai placées dans cette catégorie présentent la réaction des aldéhydes, des corps azotés et des phosphates dans toutes les portions des membranes où on constate la présence de la cutine ; il y a concordance absolue dans toutes ces réactions, et les choses se passent ici de la même façon que chez les plantes aquatiques.

En ce qui concerne la lignine il y a loin d'y avoir concordance, et cette substance est rare dans les lames cutinisées des plantes de ce groupe : je l'ai observée accidentellement dans des cellules épidermiques et sous-épidermiques chez le *Viola odorata* (ces cellules paraissaient correspondre à des blessures superficielles) et çà et là dans l'épicuticule des poils du *Cephalaria alpina*.

Si maintenant on passe à l'examen des substances fondamentales des membranes cutinisées, on constate dans tous les cas que l'épicuticule présente très nettement et très facilement la réaction des composés pectiques. Il n'en est pas de même de la cuticule : celle-ci en effet se colore à peine par le rouge de ruthénium en rose

Digitized by Google

pâle, lorsqu'elle est encore mince, et lorsqu'elle atteint une certaine épaisseur comme chez l'*Helleborus niger*, le *Narcissus poeticus*, elle reste absolument incolore sauf dans la portion qui avoisine l'épicuticule où l'on obtient une coloration meilleure quoique bien imparfaite encore.

On pourrait établir à l'aide des plantes dont il est présentement question, une série bien graduée d'intermédiaires, constituant entre les plantes aquatiques et les plantes terrestres à cuticule épaisse, une transition insensible et continue, et chez ces plantes on peut dire que plus la cuticule est épaisse moins elle présente la réaction des composés pectiques sur le frais. Est-ce à dire pour cela que ces corps n'entrent point dans la composition de la cuticule ? Non ; et il sera démontré plus tard que les corps pectiques sont ici simplement masqués par les substances secondaires, en particulier par la cutine. D'ailleurs en laissant agir longtemps les réactifs que j'ai désignés dans une Note précédente (1) du nom collectif de *Procédés L. Petit*, on arrive à colorer plus ou moins la cuticule. Mais je ne suis pas arrivé à ce résultat avec le rouge du ruthénium.

Les lames sous-jacentes à la cuticule, qui en général ne présentent que faiblement les réactions de la cutine (couches cuticulaires) ou qui même en sont dépourvues entièrement se colorent fort bien par les réactifs des composés pectiques : il n'y a que la lame bordant la cavité cellulaire qui s'en montre dépourvue.

La cellulose au contraire manque absolument à l'épicuticule et à la cuticule ; elle n'apparaît que plus profondément, en mélange avec les composés pectiques, et elle paraît former à elle seule, ou presque, la lame de bordure de la cavité cellulaire.

Enfin je mentionnerai ici que comme chez les plantes aquatiques le bleu d'aniline colore néttement l'épicuticule, mais que l'acide rosolique ne donne aucun résultat concluant, ce qui permet de ne pas admettre la présence de la callose. Il faut aussi noter que l'épicuticule seule se colore par le bleu d'aniline et que la cuticule reste incolore en présence de ce réactif.

(1) Bull. de la Soc. bot. de France, T. LI (1903).

Digitized by Google

II

Les plantes terrestre à cuticule épaisse se distinguent des précédentes par divers caractères, et en premier lieu parce que, à l'état de complet développement, les portions cutinisées comprennent presque toute l'épaisseur de la paroi externe de l'épiderme ne laissant du côté interne qu'une mince lame cellulosique.

Les espèces de ce groupe que j'ai étudiées sont : *Ruta graveolens*, *Evonymus japonicus*, *Ilex aquifolium*, *Spartium junceum*, *Prunus Laurocerasus*, *Rosa* (sp. Culta), *Bupleurum fruticosum*, *Hedera Helix*, *Aucuba japonica*, *Vinca major*, *Rosmarinus officinalis*, *Lavandula Spica*, *Ficus elastica*, *Viscum album*, *Yucca aloifolia*, *Agave americana* et *Ruscus aculeatus*.

Partout j'ai pu constater l'existence d'une épicuticule bien nette et fortement colorée par les réactifs de la cutine. Dans le reste de la membrane cutinisée, on obtient encore une coloration généralement uniforme par le Soudan III, mais il peut arriver que l'orcanette acétique se fixe mieux sur la portion externe de la bande cutinisée, par exemple chez le *Prunus Lauroceracus*; d'autres fois, au contraire, c'est la portion interne qui se colore mieux : *Aucuba japonica*, *Ilex aquifolium*, *Viscum album*. Autant que j'ai pu m'en rendre compte, les lames internes correspondraient aux couches cuticulaires : mais comme j'ai toujours étudié des épidermes aussi âgés que possible ces couches cuticulaires sont toujours fortement cutinisées.

Le revêtement cutineux des stomates a lieu ici comme chez les espèces du groupe précédent. On trouve aussi, et même fréquemment, les joints des cellules épidermiques bien cutinisés. Très fréquemment aussi les parois radiales de l'épiderme cutinisent leur lame intercellulaire, ainsi que les lames voisines sur une assez grande étendue de manière à former des sortes de coins qui se réunissent par leur base à la face interne de la cuticule. Parfois ces coins vont jusqu'à se réunir aux joints cutinisés sous-épidermiques, mais plus ordinairement la jonction n'a pas lieu.

Lorsqu'il y a des poils, on peut voir que la cutinisation se limite à une mince lame équivalente à l'épicuticule.

La réaction des aldéhydes présente ici des différences importantes selon les espèces auxquelles on s'adresse. Chez l'*Helleborus*

Digitized by Google

viridis, le *Ruta graveolens*, qui, on l'a vu plus haut, établissent un passage entre les plantes à cuticule mince et celle à cuticule épaisse. On peut ordinairement colorer cette dernière en violet avec facilité par le réactif de Schiff. Cependant si on essaie la réaction sur un épiderme très âgé on constate qu'elle se fait moins bien, et même quelquefois qu'elle ne se fait pas du tout. Ceci devient la règle générale chez les plantes à cuticule épaisse, et se produit à un âge assez peu avancé. Voici ce que l'on obtient ordinairement : l'épicuticule, et même quelquefois les portions de la cuticule qui en sont le plus rapprochées se colorent fortement. On retrouve encore du côté interne de la cuticule, au contact de la lame de bordure de la cavité cellulaire non cutinisée, une bande de largeur variable qui se colore aussi. Du côté de la lame interne la limite de la bande colorée est très nette ; mais du côté extérieur on voit la coloration se perdre peu à peu, de sorte qu'il n'y a pas de limite nette. En prolongeant l'action du réactif on obtient des teintes plus intenses, mais on n'arrive pas à colorer le cuticule d'une façon appréciable.

Ceci est pour ainsi dire le cas extrême, et c'est aussi celui qui m'a paru le plus fréquent. Mais dans les espèces citées plus haut où l'orcanette acétique permet de distinguer dans les couches cutinisées deux zones distinctes, la cuticule et les couches cuticulaires, ces dernières se colorent seules par le réactif de Schiff dans toute leur étendue (*Prunus Laurocerasus*, *Hedera Helix*, *Aucuba japonica*, *Vinca major*). Une mention spéciale doit être faite pour le Houx ; dans cette espèce les lames qui sont à la limite des couches cuticulaires et de la cuticule se colorent seules par le réactif de Schiff.

Tout ce qui vient d'être dit de l'aldéhyde s'applique exactement aux corps azotés dont les réactions présentent la même distribution.

Dans aucune de ces plantes il n'a été trouvé de traces de lignine dans l'épiderme.

Si l'on passe à l'étude des composés fondamentaux de la membrane épidermique on arrive à peu près aux mêmes résultats qu'avec les plantes à cuticule mince : ainsi il est toujours facile de mettre en évidence les composés pectiques dans l'épicuticule et aussi quelquefois dans les lames les plus extérieures de la cuticule. Mais dans tout le reste de cette dernière la réaction est mas-

Digitized by Google

quée, et on n'obtient pas de colorations, en particulier avec le rouge de ruthénium. Si les couches cuticulaires ont encore une certaine largeur, comme chez l'*I. aquifolium*, le *P. Laurocerasus*, on peut obtenir d'ordinaire une fixation des réactifs des composés pectiques : mais comme en général les couches cuticulaires sont réduites à la petite région voisine de la lame interne cellulosique, ce n'est que dans cette région qu'on obtient la réaction cherchée.

La cellulose manque à l'épicuticule et à la cuticule ; on ne la constate que difficilement dans les couches cuticulaires, enfin elle présente des réactions très nettes dans la lame de bordure de la cavité cellulaire.

L'épicuticule se colore ici comme dans les autres cas par le bleu d'aniline, mais non par l'acide rosolique.

En résumé les plantes terrestres ont un épiderme diversement constitué. Dans une première série où la cuticule est mince, la structure touche de près à celle de l'épiderme des plantes aquatiques : on y distingue une épicuticule et une cuticule formées fondamentalement de pectine, à laquelle se joignent la cutine, une aldéhyde, des corps azotés, des phosphates (ou des silicates) et très rarement de la lignine. Mais à l'état frais la pectine a ses réactions masquées dans presque toute l'étendue de la cuticule. Dans les couches plus intérieures, la cutine est peu abondante, ainsi que les autres corps accessoires, et la pectine et la cellulose apparaissent facilement. Dans la lame la plus interne la cellulose seule existe.

Chez une seconde série de végétaux terrestres qui se réunit à la première par de nombreux intermédiaires, la cutinisation a envahi presque toute la membrane externe : cependant on distingue toujours une épicuticule qui a la même constitution que dans les groupes précédents. Dans la cuticule sont masquées non seulement les réactions des composés pectiques, mais encore celles des aldéhydes et des corps azotés et on ne retrouve ces mêmes réactions que dans une mince zone située au contact de la lame de bordure interne ; cette zone peut être assimilée aux couches cuticulaires très réduites dans le cas présent.

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*Suite*).

Deuxième exemple

LONICERA CAPRIFOLIUM (Chèvrefeuille des jardins).

Dans cet exemple, nous commencerons par l'étude de la structure primaire; nous verrons ensuite comment les faisceaux se relient entre eux, d'un entre-nœud à l'autre et comment ceux de la feuille s'unissent à ceux de la tige. Ensuite, nous étudierons comment s'établit cette structure à partir du sommet.

Coupe I, fig. 72 (1). — Cette coupe I, fig. 72, a été faite dans la partie inférieure d'un entre-nœud très rapproché du sommet. Elle comprend 12 faisceaux, qu'on peut, pour faciliter la description, partager en quatre groupes : un antérieur, *am*, *al*, *al'* ; un postérieur, *pm*, *pl*, *pl'* ; un droit, *dm*, *dl*, *dl'* ; un gauche *gm*, *gl*, *gl'*. Chaque groupe comprend trois faisceaux, un médian et deux latéraux. Dans la fig. 72, les médians du groupe antérieur et du groupe postérieur viennent de se diviser, près de la base de l'entre-nœud, en deux demi-faisceaux, *amd*, *amg*, *pmd*, *pmg* ; mais un peu plus haut, ils étaient indivis.

Coupe II, fig. 73.— Cette coupe rencontre la base des deux feuilles d'un verticille un peu au-dessus de la région axillaire. Elle montre la concrescence des deux feuilles par leur partie latérale, *st*, que M. Colomb a assimilée à une stipule. Toutefois, cette concres-

(1) Les figures 72 à 77 sont demi-schématiques, c'est-à-dire qu'elles indiquent les contours exacts des faisceaux, dessinés à la chambre claire. Toutes ces coupes appartiennent à une même série.

Digitized by Google

cence n'existe, à ce niveau, que sur l'un des bords ; sur l'autre les deux feuilles sont libres. Cela nous indique que les deux feuilles d'un verticille, ou deux parties homologues d'une même feuille, peuvent ne pas se trouver au même stade de différenciation pour un niveau donné, et nous retrouverons plusieurs exemples de ce fait dans la suite.

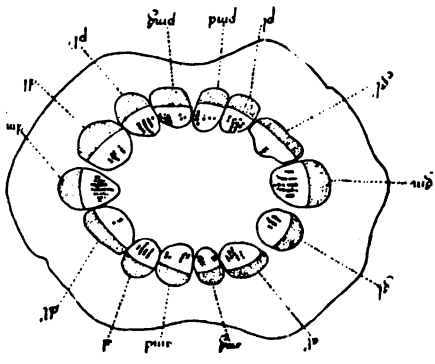


Fig. 72. — *Lonicera Caprifolium*. *al'*, *al*, faisceaux latéraux ; *amg*, *amd*, demi-faisceaux médians de la trace antérieure ; *pl*, *pl'*, faisceaux latéraux ; *pmd*, *pmg*, demi-faisceaux médians de la trace postérieure ; *gl*, *gm*, *gl'*, faisceaux de la trace de gauche ; *dl*, *dm*, *dl'*, faisceaux de la trace de droite.

Chaque base foliaire contient trois faisceaux, et le faisceau médian, *fam*, *fpm*, est plus gros que les faisceaux latéraux *fal*, *fal'*, *fpl*, *fpl'*.

Entre chaque feuille et la partie centrale est un bourgeon axillaire, avec deux feuilles déjà bien indiquées : l'un est *ba*, avec les feuilles *fba*, *fba'* ; l'autre est *bp*, avec les feuilles *fbp* *fbp'*.

Au centre est l'anneau libéro-ligneux, semblable à celui de la figure précédente ; mais de chaque côté les demi-faisceaux *amd*, *amg*, pour la partie antérieure ; *pmd*, *pmg*, pour la partie postérieure commencent à s'écarter au voisinage de la région axillaire. On ne constate aucune modification dans les groupes de droite et de gauche *D*, *G*.

Coupe III, fig. 74. — La coupe III passe par l'aisselle de la paire de feuilles *a*, *p*. Dans chacune de ces bases foliaires, il y a trois faisceaux dont un médian *fam* (ou *fpm*) et deux latéraux *fal*, *fal'* (ou *fpl*, *fpl'*). Ces trois faisceaux sont logés *dans le méristème vasculaire* de chaque base foliaire et nullement dans l'écorce, comme on pourra s'en assurer plus loin. Chacun des faisceaux latéraux envoie une ramification *v s t* dans la région stipulaire.

Le méristème vasculaire de chaque bourgeon s'est séparé en deux parties correspondant aux deux premières feuilles, *fba*, *fba*,

Digitized by Google

pour l'un ; *fbp*, *fbp'*, pour l'autre. Dans chacun de ces petits groupes, *fba*, par exemple, on retrouve les trois faisceaux qui caracté-

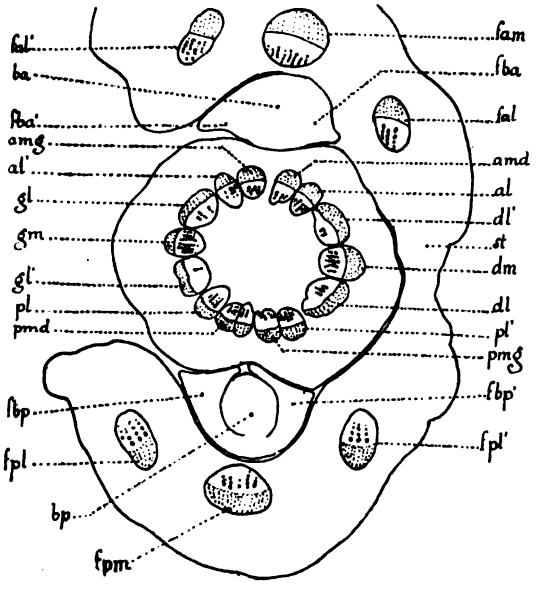


Fig. 73. — *Lonicera Caprifolium*. Dans les fig. 73 à 76 incluses, les faisceaux sont désignés, par les mêmes lettres, de la façon suivante :

***al'*, *am*, *al*,**	**faisceaux latéraux et faisceau médian de la**		**trace antérieure ;**
***pl*, *pm*, *pl'*,**	**id.**	**id.**	**trace postérieure ;**
***pl'*, *dm*, *dl*,**	**id.**	**id.**	**trace de droite du segment inférieur ;**
***gl*, *gm*, *gl'*,**	**id.**	**id.**	**trace de gauche ;**

***fam*, faisceau médian ; *fal*, *fal'*, faisceaux latéraux de la feuille antérieure ;**
***fba*, *fba'*, faisceaux du bourgeon axillaire antérieur *ba* ;**
***fpm*, faisceau médian ; *fpl*, *fpl'*, faisceaux latéraux de la feuille postérieure ;**
***fbp*, *fbp'*, faisceaux du bourgeon axillaire postérieur *bp* ;**
***vst*, ramifications stipulaires.**

Dans ces désignations, la lettre *m* désigne le faisceau médian de la trace ; la lettre *l* le faisceau latéral droit ; *l'*, le faisceau latéral gauche. La droite et la gauche d'une trace sont définies par rapport à un observateur placé au centre de la tige et tourné vers la trace foliaire. Lorsqu'un faisceau *am* se divise, les deux moitiés, droite et gauche, sont notées *amd* et *amg*. La lettre *f* indique que le faisceau provient de la feuille qui s'insère au niveau considéré.

risent la base foliaire de Chèvrefeuille ; rappelons toutefois que le plan de symétrie des deux premières feuilles, dans le bourgeon,

Digitized by Google

est perpendiculaire à celui de la feuille à l'aisselle de laquelle il naît.

Dans l'intervalle entre les coupes I et II, intervalle très réduit, comme l'on pense, l'ellipse centrale formée par les faisceaux libéro-ligneux a changé de plan de symétrie ; son grand axe est maintenant dirigé dans le sens antéro-postérieur. Les faisceaux dédoublés *amd*, *amg* de l'extrémité antérieure se sont écartés l'un de l'autre et sont entrés en coalescence avec leurs voisins *a l* et *a l'*, en formant deux gros faisceaux qui témoignent encore, par leur forme, de leur double origine. Il en est de même, à l'extrémité postérieure, pour les faisceaux dédoublés *pmd*, *pmg*, qui sont unis à leurs voisins *pl'*, *pl*.

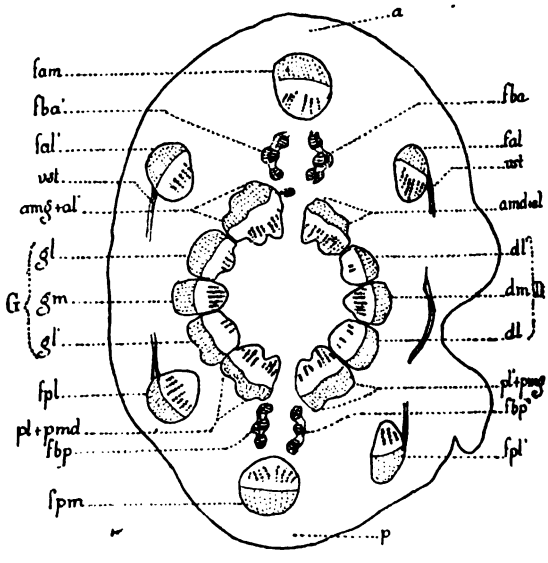


Fig. 74. — *Lonicera Caprifolium*, — Mêmes lettres que fig. 73.

A ce niveau, la coupe transversale permet de constater la communication entre la moelle centrale, celle du bourgeon et celle de la feuille.

Coupe IV, fig. 75. — Nous sommes maintenant en pleine région nodale. Les trois faisceaux de chaque base foliaire sont plus rapprochés de l'ellipse centrale. Dans celle-ci, deux faits sont à noter : 1° le rapprochement et la condensation des trois faisceaux dans les traces foliaires G. et D. *(gl, gm, gl'* ; *dl, dm, dl')* ; 2° la soudure et le rapprochement des faisceaux aux deux extrémités du grand axe. Il

Digitized by Google

se forme là quatre groupes, dont chacun comprend un faisceau latéral *al*, par exemple (dans le groupe antérieur droit), un demi-faisceau *amd* provenant de la trace foliaire supérieure, et les faisceaux de la feuille de droite du bourgeon *fba*.

A ce niveau, les faisceaux de l'ellipse centrale sont répartis en 6 groupes, dont deux antérieurs, un médian droit D, un médian gauche G, et deux postérieurs. Chacun des groupes médians se sépare du groupe antérieur ou du groupe postérieur du même côté

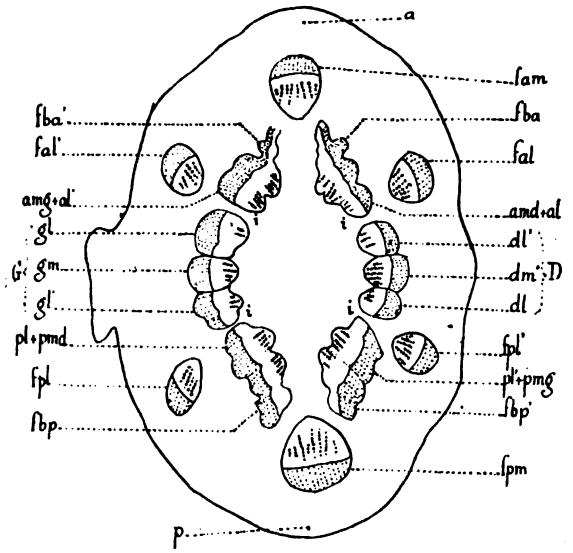


Fig. 75. — *Lonicera Caprifolium*. Pour la désignation des faisceaux, se reporter à la fig. 73.

par un intervalle *i*, en face duquel nous trouvons, sur la coupe, l'un des faisceaux latéraux *fal*, *fal'*, *fpl*, *fpl'*, appartenant aux feuilles *a* et *p*.

Coupe V, fig. 76. — Un peu plus bas, les deux bases foliaires se rétrécissent, leurs trois faisceaux, *fal*, *fam*, *fal'*, pour la feuille antérieure, *fpl*, *fpm*, *fpl'*, pour la feuille postérieure, sont plus rapprochés l'un de l'autre. En outre, chacun des quatre groupes antérieurs et postérieurs de la figure précédente s'est raccordé avec le méristème vasculaire du segment foliaire situé au-dessous de lui. Dans la figure 91, on voit que le groupe antérieur droit, par exem-

Digitized by Google

ple, composé d'un faisceau du bourgeon *fba*, de la moitié de la trace foliaire supérieure *amd* et d'un faisceau latéral *al*, s'est raccordé au méristème vasculaire qui s'étendait entre le faisceau médian *fam* et le faisceau latéral *fal*. Dans la suite des coupes, il semble qu'on voit le faisceau *fal* venir s'insérer dans l'intervalle *i* de la figure 75, et de cette apparence sont nées des expressions comme celles-ci : tel faisceau *entre* dans le cylindre central ; tel faisceau quitte l'écorce, ou traverse l'écorce, etc. Sans doute, ces expressions n'ont été employées que pour la commodité des descriptions ; cependant, bien qu'on soit prévenu de la part de convention qui y entre, elles présentent un certain danger au point de vue de l'interprétation exacte des faits. A force de parler de la course des faisceaux, on s'imagine — et nous pourrions en citer bien des cas — que les faisceaux ont une vie propre, une véritable faculté de déplacement. Tantôt ils « sortent » du cylindre central pour entrer dans l'écorce, puis « quittent » l'écorce pour rentrer dans le cylindre central ; tantôt ils s'incurvent et « pénètrent » dans la moelle. Nous verrons plus loin des cas où ces expressions peuvent conduire à des interprétations erronées, aussi éviterons-nous de les employer dans ce travail.

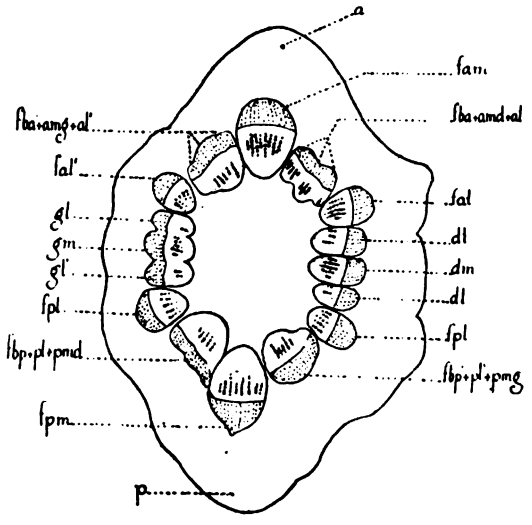


Fig. 76. — *Lonicera Caprifolium*. Pour la désignation des faisceaux, se reporter à la fig. 73.

(A suivre).

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Th. Clerquin.

Digitized by Google

SUR L'ARBRE A CHILTÉ

RAPPORTÉ DU MEXIQUE PAR M. DIGUET

par MM. COSTANTIN et GALLAUD

On sait que M. Diguet, voyageur du Muséum d'Histoire naturelle, qui a exploré avec tant de soin et de succès le Mexique et la basse Californie, y a trouvé des plantes intéressantes pour toutes les nations européennes ayant des colonies désertiques. M. Diguet a rencontré dans les régions humides et basses de ce pays, dans ce que l'on appelle la « terre chaude », une plante très précieuse désignée sous le nom de *Chilté*, qui mérite pour plusieurs raisons de fixer l'attention des botanistes, des industriels et même des agronomes.

Cette plante présente, en effet, un double intérêt économique :

1° Ses graines sont alimentaires ;

2° Sa tige produit une gomme ayant des applications variées.

Graines alimentaires. — Les graines sont récoltées en grande quantité dans les forêts spontanées où la plante pousse en abondance et à l'époque favorable, qui est d'ailleurs de courte durée (quelques jours au plus), elles se rencontrent alors en grande quantité sur les marchés de la province de Tepic. Elles sont consommées directement sous forme d'amandes mais elles peuvent aussi servir à la fabrication d'une sorte de *pinolé*. Le « pinolé » vrai se fait avec le Maïs : les grains de cette plante sont torréfiés et on les mélange avec du sucre après les avoir concassés ; la préparation est ensuite parfumée avec de la cannelle. Mais on emploie au Mexique, pour faire des préparations semblables, bien d'autres graines que celles du Maïs : parmi elles, on peut citer les graines de *Prosopis juliflora*, les graines d'un *Jatropha* qui ressemble au *Curcas* et surtout les graines du « Chilté ». Ce « pinolé » se présente sous forme de granules rappelant un peu le tapioca ou la semoule.

Gomme industrielle. — Le second produit du « Chilté » est une gomme qui découle de sa tige. Les Américains commencent à beau-

Digitized by Google

coup utiliser cette substance qu'ils emploient comme succédané du « Chiclé » qui est obtenu de l'*Achras Sapota*, ainsi que l'a rappelé récemment M. Jumelle (1). Cette gomme du « Chilté » est utilisée comme masticatoire et il s'en fait une grande consommation pour cet usage dans l'Amérique du nord.

Elle se présente sous la forme d'une masse solide, de couleur jaunâtre à la surface, blanche à l'intérieur; sa consistance devient molle quand on la traite par l'eau chaude, aussi peut-on la pétrir et en faire des statuettes : c'est là une application connue des Indiens depuis une époque très ancienne. On peut se servir aussi de cette gomme en peinture, elle donne un vernis d'un éclat gras assez spécial, rappelant l'éclat de l'ivoire.

Nous pouvons ajouter que le latex de la plante additionné d'eau donne un précipité qui est la gomme, et qu'il reste comme sérum un liquide à l'aide duquel les Indiens font une limonade en y ajoutant du sucre. C'est là un fait très singulier, rare parmi les représentants des Euphorbiacées, où le suc des plantes est en général vénéneux.

Mode d'exploitation. — Ces applications diverses font de l'arbre à « chilté » une plante importante dont il est intéressant de connaître toute l'histoire.

Le mode d'exploitation de la plante, c'est-à-dire le procédé d'extraction de la gomme, a déjà été indiqué avec précision par M. G. Bertrand (2), de l'Institut Pastèur, professeur à la Sorbonne.

« Pendant la saison sèche, aux heures où le soleil n'est pas trop ardent pour que la chaleur ne dessèche pas le latex sur l'arbre, le récolteur de chilté, le *chiltero*, pratique avec son « macheté » une grande et profonde saignée longitudinale à travers l'écorce du tronc, puis, de chaque côté de cette plaie béante, et suivant une direction oblique, il fait un certain nombre d'incisions parallèles les unes aux autres. » Le latex s'écoule et est reçu dans une petite fosse creusée au pied de l'arbre, à même le sol, fosse qui a été garnie d'argile en pâte et tassée.

Comme le « seringuero » qui exploite le caoutchouc dans le bassin de l'Amazone, le « chiltero » traite dans une journée 10, 15

(1) M. Jumelle croyait que l'on pouvait identifier le Chilté du *Jatropha* au Chiclé de l'*Achras sapota*.

(2) *Bulletin du Muséum*, 1899, p. 134.

Digitized by Google

et même jusqu'à 20 arbres. Il parcourt son « estrada » (1) constamment et récolte avec une cuiller le latex dans une calebasse ou un pot de terre.

Pour opérer la coagulation, le chiltero emploie de l'eau (2 d'eau pour 1 de latex) et le sérum lui sert de boisson dans ses courses fatigantes.

Extension géographique. — L'arbre à « chilté » est important, non seulement parce qu'il fournit des produits utiles, mais aussi parce qu'il permet de les obtenir en grande abondance.

La valeur économique d'une substance dépend évidemment beaucoup de la facilité avec laquelle on se la procure et de son abondance sur le marché (2).

On rencontre l'arbre à chilté à l'état sauvage dans des forêts épaisse de la terre chaude du Mexique à une altitude variable qui s'abaisse quelquefois à 30^{m} au dessus du niveau de la mer, qui s'élève quelquefois à 900^{m} mais rarement. L'altitude moyenne de 500^{m} est la plus commune. C'est sur le territoire de Tepic que la plante a été observée par M. Diguet, où elle abonde. D'après Ramirez (3) qui a publié en 1893 un travail sur la Flore du Mexique cette même plante existerait dans la province voisine de Michoacan (arbol del Chicle).

C'est dans les forêts qui couvrent les pentes des montagnes que s'observe cette essence, non dans les forêts vierges proprement dites. Malgré cela, en ces points, la végétation est très dense, ce qui s'explique par l'existence d'une couche de terre végétale qui atteint souvent 1 mètre d'épaisseur. Ce sont des régions toujours humides, même en hiver.

Etude botanique. — Comme nous venons de le voir l'arbre à Chilté présente une certaine importance économique. Il est encore fort mal connu au point de vue botanique. M. Gabriel Bertrand (4) le considère comme une espèce voisine du *Jatropha quiquelolata* Mill sans en donner de raisons. José Ramirez (5) rapporte l'*Arbol*

(1) Sentier d'exploitation qui a été fait au préalable.

(2) La gomme du chilté est moins chère que celle de l'*Achras Sapota* qui est plus rare, aussi est-elle largement exportée aux Etats-Unis.

(3) Mocino y Sessé : *Plantae Novae hispanae* et José Ramirez *Sinonimia vulgar y cientifica de las plantas mexicanas* p. 7 (orbol del chicle).

(4) Loc. cit.

(5) J. Ramirez : Sinonimio vulgar y scientifica de las plantas mexicanas. Supplément de : Plantœ novæ Hispanae de Martino Sassé et J. Marianano Mociño. Mexico 1902.

Digitized by Google

del Chicle qui se trouve au Michoacán, voisin du territoire de Tepic, au *J. tubulosa* var. Mull. Arg. sans autre explication. Grâce aux échantillons rapportés par M. Diguet et aux renseignements qu'il a bien voulu nous fournir, nous sommes en mesure de mieux faire connaître cette plante intéressante.

C'est un arbre à feuilles caduques pouvant atteindre 8m de haut. Les feuilles vivent 2 à 3 mois et l'arbre est en pleine feuillaison pendant la saison des pluies, c'est-à-dire en juillet, août et septembre. Il commence à les perdre en octobre et les dernières formées tombent en janvier et février. Les fleurs apparaissent en mai, alors que l'arbre est complètement dépouillé, et les fruits sont mûrs en septembre.

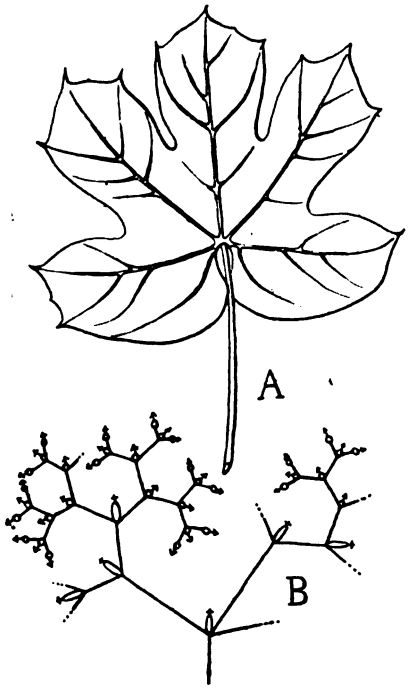


Fig. 1. — A, feuille adulte du *Jatropha tepiquensis*. B, schéma de l'inflorescence montrant la distribution des fleurs mâles ♂ et femelles ♀.

Les plantes sont recouvertes de poils urticants qui existent sur la plante entière quand elle est jeune, mais qui plus tard se localisent sur les pétioles, les feuilles et sur les pédoncules des fruits. Ces poils produisent des ulcérations difficiles à guérir et pour parcourir les régions où se trouvent des jeunes pousses, il est indispensable de se protéger avec des jambières. Les indigènes utilisent cette propriété défensive de la plante pour faire des haies.

Les feuilles adultes (fig. 1, A) sont de grande taille. Leur limbe peut atteindre 30 centimètres en hauteur, 34 centimètres en largeur et il est supporté par un pétiole qui dépasse 20 centimètres. Le limbe à nervure palmée est largement échancré jusque vers son milieu et présente suivant les cas 3 ou 5 lobes arrondis sur les bords

Digitized by Google

desquels la nervure principale du lobe et souvent une ou deux nervures secondaires se prolongent en d'étroites pointes. Partout ailleurs le bord de la feuille est continu et le limbe porte seulement quelques fins poils urticants qu'on retrouve disséminés à la surface.

La plante est monoïque. Les inflorescences très régulières, assez bien fournies, sont portées par un long pédoncule (fig. 1, *B*). A sa première division, il se ramifie en trois branches égales, qui sont chacune l'origine d'une cyme bipare très régulière, chaque branche à sa naissance est accompagnée d'une bractée étroite pourvue à sa base de 2 stipules nectarifères (?) fimbriées sur leur bord (Fig. 2 D). Dans chacune des fourches de l'inflorescence, se trouve une fleur sessile ; dans les 3 premières fourches à partir du pédoncule général, les fleurs sont femelles ; dans les 4 suivantes, les fleurs sont mâles ainsi que les fleurs terminales.

La floraison a lieu régulièrement de la base au sommet de l'inflorescence ; ce sont donc dans une même inflorescence les fleurs femelles qui éclosent les premières.

Les boutons floraux de 12 mm. environ sont arrondis en forme de courte massue, à préfloraison quinconciale. A l'épanouissement, on constate que les fleurs sont dépourvues de corolle et ont seulement un calice sépaloïde bien développé.

Dans les fleurs mâles (Fig. 2, B et C), le calice gamosépale est à 5 lobes arrondis. Le tube couvert extérieurement de poils très fins a une longueur à peu près égale à celle des lobes (10^{mm}). Au fond du calice s'élève une colonne munie d'une couronne de poils à la base ; elle supporte 2 rangs de 5 étamines ; la rangée inférieure est formée d'étamines presque sessiles dont les anthères, alternant avec les lobes du calice, disposées verticalement contre la colonne, viennent affleurer par leur extrémité supérieure à la gorge du tube. La dernière rangée d'étamines fixées sur le pourtour supérieur de la colonne centrale a des filets plus longs ; les anthènes, saillantes de 45^{mm} de long sur 2^{mm} de large, sont disposées horizontalement un peu au-dessus de la gorge du calice et alternant avec les précédentes. Enfin, du centre de la colonne, partent 3 filaments de 6^{mm} de long qu'on peut considérer comme des étamines stériles ou des restes de style.

Digitized by Google

La fleur femelle s'épanouit largement ; les lobes du calice sont beaucoup plus étroits que dans la fleur mâle et plus longs (12 à 14mm) (Fig. 2, D). Le tube est par contre beaucoup plus court (2mm) ; il forme autour de l'ovaire un anneau appliqué sur lui et le *recouvre comme d'une coiffe* incomplète, ouverte au sommet par suite de l'épanouissement des lobes, au centre de laquelle l'ovaire allongé fait saillie. Le calice se détache tout d'une pièce en se fendant circulairement à sa base. L'ovaire porte un style très court qui se trifurque immédiatement ; chaque branche à son tour se dichotomise 2 ou 3 fois et forme de petites houppes filamenteuses. L'ovaire est à 3 loges, à placentalion axile.

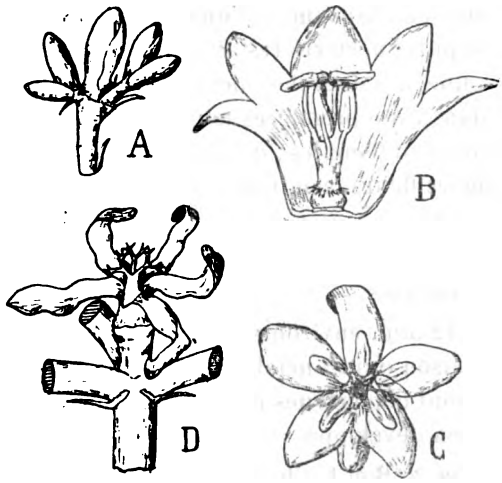


Fig. 2. — A, boutons floraux de l'extrémité de l'inflorescence ; B, fleur mâle ouverte ; C, fleur mâle vue obliquement par dessus ; D, fleur femelle épanouie ; à la base du tube du calice, on voit la ligne le long de laquelle se fera la séparation.

Le fruit est une capsule loculicide à 2 loges de la grosseur d'une petite noix. Chaque loge renferme une graine ovoïde, aplatie, brune, plus claire sur son pourtour, pourvue d'un long raphé longitudinal et sur l'autre face d'une ligne noire en saillie. Le tégument externe est épais et ligneux. Le tégument interne, très mince, membraneux d'un blanc argenté, rappelle celui du Ricin.

Si maintenant nous cherchons à placer cette plante dans la série des *Jatropha*, nous voyons qu'elle se range dans le sous-genre *Cnidoscolus* (Mull. Arg. Prodome) à cause de l'absence de corolle, du mode d'inflorescence, de la présence d'un calice pétaloïde à préfloraison quinconciale. Le mode de séparation du calice qui se détache d'une pièce par une fente circulaire en fait un représentant de la section *Calyptrosolen* (Mull. Arg.). Ce ne peut donc être

Digitized by Google

une plante voisine du *J. quinquelobata* Mill. En revanche elle présente des analogies avec le *J. tubulosa* var. *quinqueloba* Mull. Arg. qui tiennent en dehors des caractères fondamentaux qui en font un *Calyptrosolen*, à la forme générale des feuilles, à la présence des poils pubescents et urticants sur les jeunes pousses. Toutefois les feuilles qui ne sont pas dentées ou denticulées sur les bords sont de dimensions notablement supérieures et surtout le tube du calice très réduit dans la fleur femelle ne renferme pas l'ovaire ni les styles qui sont saillants à l'extérieur. Ajoutons à ces caractères la présence, non signalée pour le *J. tubulosa*, de 3 filaments stériles au centrede la fleur mâle.

Ces différences nous paraissent assez importantes pour justifier la création d'une espèce nouvelle pour laquelle nous proposons le nom de *Jatropha tepiquensis*.

Digitized by Google

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES CYANOPHYCÉES

par A. GUILLIERMOND

(Planches 9; 10 et 11; 12 et 13).

I. INTRODUCTION

A. — Historique. — La question du noyau des Cyanophycées est restée très obscure, en dépit du nombre considérable de publications auxquelles elle a donné lieu jusque dans ces dernières années. Nous ne retracerons pas ici l'historique complet de la question ; il a été si souvent fait qu'il est inutile de le reprendre, et d'ailleurs cela nous entraînerait beaucoup trop loin. Nous nous bornerons à résumer aussi succinctement que possible les principales opinions, en nous attachant surtout aux travaux les plus récents que nous aurons à discuter au cours de cet article.

Deux opinions partagent les auteurs : les uns admettent l'existence dans les Cyanophycées d'un corps central équivalent à un noyau ; les autres au contraire affirment l'absence de toute trace de noyau.

Bütschli (1) se range parmi les premiers. Pour lui, la cellule des Cyanophycées est constituée d'une zone corticale alvéolaire, renfermant le pigment bleu qui paraît y être à l'état de dissolution, et d'une masse centrale à laquelle il donne le nom de *corps central*. Comme la zone corticale, le corps central offre une structure alvéolaire, mais la trame du réseau se colore d'une manière un peu plus intense et renferme des granulations très colorables : il désigne ces dernières sous le nom de *grains rouges* en raison de la coloration métachromatique (coloration rouge) qu'elles prennent avec les colorants bleus. Bütschli les considère comme des grains de chromatine et le corps central comme un noyau à structure primi-

Digitized by Google

tive, dépourvu de membrane. Lors du partage cellulaire, ce corps central se divise suivant le mode direct. Dans un second mémoire, Bütschli constate que les grains rouges ne possèdent pas les propriétés chimiques de la chromatine et qu'on en rencontre d'analogues dans le cytoplasme de certains Protistes en dehors du noyau. Il persiste néanmoins à assimiler le corps central à un noyau. Bütschli est revenu dernièrement sur cette question et il a pu constater dans certaines espèces de Cyanophycées des divisions du corps central rappelant la mitose.

Hieromymus (2), tout en se montrant partisan de l'existence du noyau, décrit une structure très différente. Il observe dans les cellules des Cyanophycées un filament pelotonné, généralement spiralé, entre les replis duquel existent des granules qu'il désigne sous le nom de « *grains de cyanophycine* ». Ce filament spiralé constituerait l'équivalent d'un noyau.

Nadson (3) constate, comme Bütschli, l'existence d'une zone corticale et d'un corps central alvéolaires. Le corps central renferme les « grains rouges » de Butschli qui représentent de la chromatine et auxquels Nadson donne le nom de *sphères mucilagineuses*. Dans la zone corticale, il décrit des granules colorables en bleu pâle par l'hématoxyline, qui sont inclus en partie dans la membrane et qu'il appelle « *grains de réserve* » (1). Ces granules correspondent aux « *Cyanophycinkörper* » de Hieronymus et de Palla. Nadson les considère comme des produits de réserve remplaçant l'amidon. La division du corps central présente certaines analogies avec une mitose. Nadson conclut à la nature nucléaire du corps central qui représenterait un noyau très simple, primitif ou dégénératif. Il désigne les cellules possédant un noyau analogue au corps central des Cyanophycées sous le nom d'*Archiplastes* par opposition aux cellules typiques auxquelles il réserve le nom de *Protoplastes*.

Ces observations de Bütschli et de Nadson ont été confirmées par un certain nombre de recherches plus récentes. C'est ainsi que Hégler (4) (1901) admet également la nature nucléaire du corps central, qui est constitué pour lui d'une masse fondamentale et de petits corpuscules se comportant comme la chromatine, et qu'il

(1) Hieronymus regarde comme identiques les grains rouges et les grains de cyanophycine.

Digitized by Google

nomme « *corpuscules chromatiques* ». Le corps central est donc un noyau qui ne diffère de celui des plantes supérieures que par l'absence de nucléoles et d'une membrane nucléaire. Au moment de la division, qui est semblable aux mitoses ordinaires, les corpuscules chromatiques se réunissent pour former les chromosomes.

De même pour Kohl (5) (1903), le corps central, formé d'une masse peu colorable contenant une substance chromatique plus colorable, ne diffère des vrais noyaux que par l'absence d'une membrane et de nucléoles et par sa taille plus considérable. Au moment de la division, la quantité de chromatine augmente, les filaments du réseau s'épaississent et un filament nucléaire devient manifeste. Celui-ci se segmente en un nombre déterminé de chromosomes qui, comme dans les mitoses ordinaires, se répartissent entre les deux pôles. Le corps central s'étrangle ensuite en son milieu, de sorte que, sous un certain rapport, cette division se rapproche de la division amitotique. D'après Kohl le pigment bleu existe à l'état de granulations ou *cyanoplastes* dans le cytoplasme cortical et non à l'état de dissolution.

Les résultats obtenus par Wager (6) (1903) diffèrent sur certains points des résultats obtenus par Kohl, et ses conclusions quoique concordantes sont moins catégoriques. Le corps central est nettement limité du cytoplasme environnant, et, dans certains cas, on trouve à sa périphérie une délicate couche vacuolaire jouant le rôle de membrane. Sa substance consiste en un réseau granuleux plus ou moins régulier. Les granules sont petits et uniformes, sauf un ou plusieurs de taille plus grande. La substance fondamentale du réseau se colore très fortement avec les colorants nucléaires et paraît correspondre à la linine des autres noyaux; les granules eux-mêmes se colorent faiblement dans presque tous les colorants nucléaires. La division est directe, mais par certains caractères (stade dyaster et indication du fuseau), elle se rapproche de la division indirecte.

Les caractères suivants rapprochent le corps central du noyau des plantes supérieures : la présence d'un réseau, sa faible coloration, sa manière d'être vis-à-vis du suc gastrique, la présence du phosphore, la division qui ressemble à certains égards à la division des Euglènes, et la présence de granules de chromatine sur le réseau de linine. Par d'autres caractères, le corps central se

Digitized by Google

distingue du noyau des plantes supérieures, et notamment par l'absence d'une vraie mitose, sans parler de la membrane nucléaire et des nucléoles absents. Ce corps central qui possède certains des caractères des noyaux des plantes supérieures, mais non tous, doit être regardé comme un noyau à structure rudimentaire.

Pour Wager, comme pour Kohl, la matière colorante bleue est contenue dans de très fins granules ; ceux-ci étant extrêmement nombreux donnent une coloration diffuse à toute la portion périphérique des cellules.

Les recherches plus récentes encore de Philips (7) (1905) et de Olive (8) (1905) sont également favorables à la signification nucléaire du corps central.

Philips regarde le corps central comme un noyau présentant dans sa division une forme primitive de mitose. Celui-ci est formé d'un réticulum achromatique sur lequel sont disposés de petits grains sphériques de chromatine. Ces derniers sont en nombre constant dans chaque espèce ; ils correspondent donc à des chromosomes. Le corps central est entouré d'une membrane très subtile qui ne se distingue nettement que dans certains cas (notamment dans les spores); cette membrane est d'ailleurs très souvent absente, ce qui s'explique par le fait que le noyau est presque constamment en voie de division. Au moment de la division cellulaire, on constate d'abord des stades spirèmes, puis les chromosomes se placent au milieu de la cellule et se divisent chacun par étranglement en deux chromosomes fils qui se portent l'un à chaque pôle. Les deux plaques polaires ainsi formées sont réunies par des fibres achromatiques constituant le fuseau, tandis qu'elles émettent vers les parois transversales des rayons protoplasmiques que l'auteur considère comme des fibres de traction. Dans la suite, les deux noyaux fils présentent des stades dispirèmes.

A côté des partisans de la signification nucléaire du corps central, se rangent un nombre non moins considérable d'auteurs qui nient l'existence du noyau dans les Cyanophycées.

Palla (9) n'admet pas que le corps central puisse être assimilé à un noyau.

Zacharias (10), après avoir soutenu l'existence du noyau, revient sur ses premières affirmations ; il constate que les granulations du corps central n'ont pas les propriétés microchimiques de la chro-

Digitized by Google

matine et en conclut que le corps central ne saurait être considéré comme un vrai noyau.

Maccallum (11) ne nie pas la présence de la chromatine dans le corps central, mais prétend qu'il n'y a rien dans la cellule des Cyanophycées qui ressemble à un noyau.

Massart (1902) (12) constate bien la présence d'une couche corticale renfermant le pigment à l'état de dissolution et d'un corps central incolore. Le corps central est formé d'une masse fondamentale moyennement colorée et de granulations fortement colorables qui correspondent aux grains rouges de Bütschli, mais il est mal délimité vis-à-vis de la couche périphérique et ne présente dans la division cellulaire aucune figure rappelant une mitose ; aussi Massart considère-t-il ce corps central comme une partie de la cellule où s'accumulent des produits de réserve, notamment sous forme de granulations colorables. Les Cyanophycées seraient donc des organismes complètement dépourvus de noyau.

Arthur Meyer (1904) (13) dans son mémoire sur les grains de volutine figure la structure d'*Oscillatoria simplicissima* : il y décrit une couche corticale, qui lui paraît être un chromatophore, et un corps central très colorable. Ce dernier renferme des grains de volutine correspondant aux grains rouges de Bütschli et un corps spécial qu'il désigne sous le nom de « *nucleolusähnlicher Körper* ». Il ne se prononce pas définitivement sur la signification du corps central, mais il incline beaucoup plus à le considérer comme une vacuole chargée de produits de réserves que comme l'équivalent d'un noyau.

Alfred Fischer (14), qui, dès 1891, s'était rangé parmi les adversaires de la théorie nucléaire du corps central, a publié tout récemment (1905) un nouveau mémoire sur la question dans lequel il confirme sa première opinion. Pour lui, la cellule des Cyanophycées est constituée : 1° d'une zone externe de cytoplasme très mince et très difficile à déceler; 2° d'une couche corticale (le cytoplasme des auteurs qui admettent l'existence du noyau), que Fischer assimile à un chromatophore qui aurait la forme d'une boîte ou d'une tabatière ; 3° d'un corps central qui ressemble souvent à un noyau, mais qui n'en est pas un et représente simplement une partie de la cellule où s'accumulent les produits de réserve. Ceux-ci sont soit à l'état d'un réticulum (réseau chroma-

Digitized by Google

tique des partisans du noyau) ressemblant beaucoup à un noyau, soit sous forme de granulations très colorables correspondant aux « grains rouges » de Bütschli (grains de volutine ou corpuscules métachromatiques). Mais, d'après l'auteur, tous ces produits ne sont que des états particuliers d'une même substance, d'un hydrate de carbone, provenant d'une condensation du glycogène élaboré par le chromatophore. Fischer désigne cette substance sous le nom d'*anabénine*, parce qu'elle est particulièrement abondante dans le genre Anabœna. Lors de la division cellulaire, les grains d'anabénine renfermées dans le corps central se répartissent en quantité à peu près égale entre les deux cellules filles par un procédé qui, parfois, ressemble d'une manière frappante à une mitose et que Fischer désigne sous le nom de mitose d'hydrate de carbone (*Kohlhydratemitose*).

Dans certaines conditions, l'auteur a pu constater une disparition de l'anabénine, c'est-à-dire une sorte d'autolyse du corps central, produite sous l'influence d'une enzyme destinée à hydroliser l'anabénine qu'il appelle *anabénase*.

Fischer ne nie pas la possibilité de l'existence de nucléine mélangée au cytoplasme, mais il refuse au corps central toute signification nucléaire. Il compare les Cyanophycées à de puissantes machines d'assimilation de carbone : elles produiraient beaucoup plus d'hydrate de carbone qu'elles n'en auraient besoin pour leur croissance. Comme elles ne peuvent se débarrasser par la sécrétion de cet excès d'hydrate de carbone, il est nécessaire qu'elles accroissent leur volume pour éliminer ces produits et ainsi s'expliquerait l'abondance du partage cellulaire chez les Cyanophycées. A ce point de vue, ainsi que par le volume démesurément grand de leurchromatophore, les Cyanophycées pourraient être considérées, suivant la propre expression de Fischer, comme des « excès de la Nature ».

Tout en se montrant un des adversaires les plus résolus de la théorie nucléaire du corps central, Fischer admet que sous un certain rapport cette portion de la cellule des Cyanophycées puisse être considérée comme un stade ancestral du développement phylogénétique du noyau et il développe à ce sujet une théorie assez compliquée que nous croyons utile de résumer ici. Si vraiment on veut voir dans le corps central des Cyanophycées l'origine du

Digitized by Google

noyau, son précurseur serait, d'après Fischer, la kohlhydratemitose qui aurait été créée pour la nécessité du partage égal des produits d'assimilation. Le mode de ce partage d'hydrate de carbone aurait été plus tard employé à d'autres produits d'assimilation, à des protéides qui d'abord ont dû être superflues, puis qui peu à peu ont servi à de nouvelles fonctions. C'est ainsi qu'aurait apparu la karyokynèse ou mitose de nucléine destinée à transmettre les qualités héréditaires. Nous reviendrons plus loin sur les recherches de Fischer, lorsque nous aurons à discuter ses idées.

On se rend compte par ce trop court historique de l'obscurité qui règne encore sur la structure des Cyanophycées. Il nous a paru utile de profiter du peu d'expérience que nous avons pu retirer de nos études antérieures sur le noyau des levures pour essayer d'apporter une modeste contribution à cette question. En abordant l'étude cytologique des Cyanophycées, nous n'avons pas l'intention de faire une étude d'ensemble, mais simplement de chercher à résoudre cette question si controversée du noyau.

B. — Technique. — Presque toutes nos observations ont été faites sur des coupes à la paraffine ; toutefois, dans quelques cas, nous avons coloré, sans les couper, certaines espèces à gaînes très minces, tels que *Phormidium favosum*, de manière à comparer les résultats ainsi obtenus avec les coupes.

Nous avons employé comparativement un grand nombre de procédés de fixations afin d'apporter plus de précision dans cette étude si délicate et si controversée du noyau des Cyanophycées.

Le liquide de Perenyi (15), dont nous avons eu l'occasion d'indiquer la formule et le mode d'emploi dans l'un de nos derniers mémoires, paraît être le meilleur fixateur du réseau chromatique. Il convient tout spécialement pour les colorations à l'hématoxyline ferrique, à la Safranine et au bleu Unna. Par contre, il rend difficiles les colorations à l'hémalun. Les fixations au Perenyi ne peuvent être employées pour la différenciation des corpuscules métachromatiques.

Le liquide de Flemming est également un bon fixateur du réseau chromatique ; il a l'avantage de permettre la différenciation dans le réseau chromatique de granulations très colorables qui

Digitized by Google

paraissent représenter des granules de chromatine. Le Flemming ne fixe pas les corpuscules métachromatiques.

Le liquide de Zenker (1), dont la composition est la suivante :

Bichromate de K	3 gr.
Bichlorure de Hg	5 gr.
Eau distillée.	100 c. c.

nous a donné des résultats un peu moins satisfaisants : il ne convient pas pour la coloration des corpuscules métachromatiques.

Le liquide de Tellyesnicszky (2).

Bichromate de K	30 gr.
Acide acétique	50 cc.
Eau distillée	100 c. c.

est généralement un assez bon fixateur du chromidium ; il permet, en outre, de différencier les corpuscules métachromatiques.

Le liquide de Lenhossèk (3).

Solution aqueuse saturée de bichlorure de Hg	75 volumes
Alcool absolu	20 vol.
Acide acétique	3 vol.

donne de bons résultats pour l'étude du chromidium ; il constitue aussi un excellent fixateur des corpuscules métachromatiques, mais à ce point de vue, il présente cependant l'inconvénient dans les colorations à l'hémalun de donner à tout le cytoplasme une teinte rougeâtre, provenant sans doute de ce que l'acide acétique contenu dans ce liquide reste fixé au protoplasme ; dans ces conditions la coloration des corpuscules métachromatiques se distingue peu de celle du cytoplasme. Ce liquide fixe très bien les autres grains de sécrétions, tels que les « *Cyanophycinkörper* » et les corps nucléoliformes.

Le liquide de Bouin (**15**) est un excellent fixateur du chromidium et des grains de sécrétion. Il est moins favorable que le Perenyi pour le chromidium, mais il constitue un des meilleurs fixateurs des corpuscules métachromatiques.

L'alcool absolu ou à 80° est le meilleur fixateur des corpuscules

(1) Fixer pendant 24 heures. Laver à l'eau courante pendant 24 heures.

(2) Fixer pendant 24 heures. Mordancer dans une solution à 3/100 de bichromate de K pendant deux ou 3 jours. Laver à l'eau courante pendant 24 heures.

(3) Fixer pendant 12 heures. Laver à l'alcool. Passer pendant quelques minutes à l'alcool iodé pour achever l'élimination du mercure.

Digitized by Google

métachromatiques comme nous l'avons souvent fait observer dans nos études antérieures, mais il fixe très mal le reste de la cellule. Il ne doit être employé que pour l'étude des corpuscules métachromatiques ou pour la différenciation du glycogène par l'ido-iodure de K.

Les méthodes de colorations (15) que nous avons employées sont celles dont nous nous sommes servi dans nos études antérieures.

Pour la différenciation du réseau chromatique, le meilleur procédé est l'hématoxyline ferrique après fixation au Perenyi ou au Flemming. Cette méthode peut être employée également après d'autres fixations (Bouin, Lenhossèk, Tellyenicszky, Zenker). On peut ensuite, si l'on veut, colorer le cytoplasme au lichtgrün ou à l'érythrosine.

La méthode de Benda (Safranine, lichtgrün) donne également de très bons résultats, mais elle est d'un emploi plus délicat.

Pour l'étude des grains de sécrétions et de leurs rapports avec le corps central, les colorants qui conviennent le mieux sont le bleu de méthylène, le bleu Unna ou l'hémalun après fixation au Bouin, au Lenhossèk, à l'alcool ou au Tellyenicszky.

Nous avons essayé en outre le procédé de Weigert à l'hématoxyline cuprique (après fixation au Lenhossèk, au Tellyenicszky et au Bouin). Il donne généralement de moins bons résultats que l'hématoxyline ferrique pour la différenciation du réseau chromidial ; il colore assez bien les grains de sécrétion.

Nous avons essayé des colorations vitales au rouge neutre qui généralement produit de très bonnes différenciations des corpuscules métachromatiques, mais nous n'avons obtenu aucun résultat : l'épaisseur de la gaîne mucilagineuse qui enveloppe les cellules de Cyanophycées fait obstacle à la pénétration du colorant.

Les préparations se conservent facilement au Baume de Canada.

(1) Mordancer pendant une demi-heure dans la solution suivante :
Eau distillée, 1000 ; acétate de Cu : 10 gr.
Laver à l'eau, colorer pendant 24 heures à l'hématoxyline.
Laver à l'eau et regresser dans la solution suivante :
Eau, 1000 gr.
Ferrocyanure de potasse, 10 gr. 50.
Borate de soude, 10 gr.

Digitized by Google

II. ÉTUDES DES ESPÈCES

A. — Oscillariées

a) Phormidium favosum (variété β) (Gomont) (1) (16). Cette espèce a été trouvée dans un bassin du Parc de la Tête d'Or à Lyon et déterminée par M. Gomont. Par la dimension relativement élevée de ses cellules ainsi que par la minceur de sa gaîne, elle est particulièrement favorable aux études cytologiques. On peut même obtenir de très bonnes préparations en colorant directement les trichomes sans qu'il soit besoin de les couper.

Si l'on examine des trichomes à l'état frais, on observe dans chaque cellule une partie centrale incolore et une zone corticale assez mince, uniformément colorée en bleu verdâtre; on remarque presque toujours dans la partie centrale et souvent aussi dans la zone corticale des granulations réfringentes.

A l'extrémité des trichomes, où le cloisonnement est très actif, on observe certaines particularités intéressantes de la membrane. Chaque cellule, ayant acquis son développement complet, montre, en sa partie médiane, sur les deux côtés latéraux, un rudiment de cloison transversale délimitant l'ébauche de deux cellules filles, lesquelles possèdent également chacune à leur milieu un rudiment de cloison transversale moins développé que le précédent. Lorsque la cloison transversale est entièrement formée, les deux cellules filles s'allongent, leur rudiment de membrane transversale s'accroît, et, dans chacune des deux ébauches de cellules filles ainsi constituées, apparaît bientôt un rudiment de cloison; le phénomène se poursuit de la sorte à mesure que les cellules se cloisonnent (Fig. 1). Ces phénomènes sont rendus plus visibles lorsqu'on traite l'Algue pendant quelque temps par une solution très diluée de $So^4 H^2$. On peut les observer parfois dans les préparations colorées provenant de coupes à la paraffine (Pl. 9, fig. 7). Les mêmes particularités paraissent exister dans toutes les cellules, même

(1) Nous tenons à exprimer toute notre reconnaissance à M. Gomont qui a bien voulu déterminer un certain nombre de nos espèces. Nous remercions aussi M. le professeur Flahault et M. Mallard, directeur adjoint du laboratoire de Biologie maritime de St-Vaast-la-Hougue, qui nous ont envoyé plusieurs espèces de Cyanophycées.

Digitized by Google

âgées, mais elles sont plus difficiles à distinguer. Nous les avons rencontrées dans la plupart des autres espèces étudiées ici. Elles ont été signalées d'ailleurs par certains auteurs, entre autres Gomont, Bütschli, Kohl, Olive.

La zone corticale des cellules de *P. favosum* renferme un cytoplasme qui fixe faiblement les réactifs colorants; parfois, il paraît homogène, mais souvent, il présente de nombreuses petites vacuoles qui lui donnent l'aspect alvéolaire décrit par Bütschli; quelquefois même cette structure alvéolaire est très nette (Pl. 9, fig. 1, 9, 10, 29, 30 et 31). La couche la plus externe, celle qui tapisse la membrane, se distingue généralement du reste du cytoplasme cortical : elle est beaucoup moins dense et paraît constituée d'une chaîne régulière de petits alvéoles de mêmes dimensions, limités par de très fines travées cytoplasmiques (Pl. 9, fig. 9); elle rappelle l'ectoplasme de certains organismes.

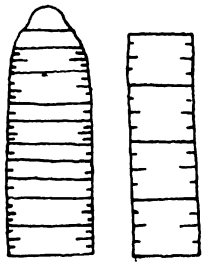


Fig. 1. — Mode de formation des cloisons transversales dans *Ph. favosum*.

La partie médiane de la cellule qui correspond au *corps central* des auteurs (Bütschli, Nadson, etc.) paraît constituée d'un hyloplasme dans lequel on observe un réticulum fortement coloré. Par son aspect ainsi que par ses propriétés vis-à-vis des colorants, ce dernier rappelle tout à fait un réseau chromatique nucléaire ; nous le considérons comme tel. Il est formé d'une substance achromatique, correspondant probablement à la linine, dans laquelle on distingue des granulations chromatiques, surtout visibles après les fixations au Flemming (Pl. 9, fig. 15). Avec les autres fixateurs (Bouin, Perenıy), le réseau se montre d'ordinaire uniformément coloré. Dans aucune circonstance, on ne constate la présence d'une membrane séparant le corps central du cytoplasme cortical.

Le réseau chromatique présente des arrangements variables suivant les filaments : tantôt il est épais et formé de quelques gros cordons longitudinaux (Pl. 9, fig. 9, 10, 1 à 4, 34 et 35), tantôt il est extrêmement tenu et ramifié à l'infini sur tout le corps central (Pl. 9, fig. 6, 7 et 8). Dans le premier cas, il paraît constitué d'un filament pelotonné formant une série d'anses dont les branches très allon-

Digitized by Google

gées sont accolées deux à deux : des anastomoses latérales réunissent souvent les deux branches accolées (Pl. 9, fig. 34). En coupes transversales, les cordons offrent souvent une section ayant la forme de V ou d'X qui paraît provenir de l'accolement ou de l'entrecroisement de deux cordons (Pl. 9, fig. 21 à 28, 40 et 41). Souvent les cordons sont disposés surtout à la périphérie du corps central. Dans le cas où le réseau est fin et très ramifié, il apparaît dans les coupes transversales comme un peloton extrêmement enchevêtré (Pl. 9, fig. 17 à 20 et 39).

La dimension du corps central par rapport à la cellule est variable suivant l'âge de celle-ci, de même que la structure et la dimension de la couche corticale. Dans les cellules jeunes de l'extrémité des trichomes en voie de croissance, le corps central est volumineux, la couche corticale mince et généralement homogène. Le corps central se contracte progressivement au fur et à mesure que les cellules vieillissent, tandis que la couche corticale augmente de volume et devient très alvéolaire. Dans les cellules âgées, le réticulum se condense et forme au milieu de la cellule une petite masse sphérique, à contour souvent lobé ou étoilé, qui ressemble davantage à un vrai noyau (Pl. 9, fig. 12 et 14). Quelquefois les petites vacuoles de la couche corticale se fusionnent et constituent de grosses vacuoles ou une seule grosse vacuole occupant la plus grande partie de la cellule (Pl. 9, fig. 16) ; le réseau chromatique, de plus en plus condensé, se trouve alors refoulé sur un côté de la cellule. Ces modifications de la couche corticale montrent que, contrairement à l'opinion soutenue par Fischer, cette partie de la cellule ne représente pas un chromatophore, mais seulement du cytoplasme dans lequel se trouve le pigment bleu, très probablement à l'état de dissolution. Nous reviendrons sur cette question à propos des Rivulariées qui nous donneront un argument décisif en faveur de cette opinion.

Lors de la division cellulaire, le réticulum chromatique s'étrangle dans sa partie médiane, puis l'étranglement s'accentue et finit par former deux réticulum fils qui se séparent par la formation de la cloison transversale (Pl. 9, fig. 1 à 5, 10, 11, 13, 15, 29, 31, 32, 33, 36, 48 et 50).

Cette division a été diversement considérée par les auteurs qui l'ont observé. Hégler et Kohl admettent qu'elle représente une

Digitized by Google

mitose : ils observent la soudure des granulations chromatiques à la prophase et la formation de chromosomes en nombre déterminé. Olive se range à cet avis, mais pour lui le phénomène s'accomplit d'une manière différente : les granulations du réticulum à l'état de repos représentent les chromosomes; ils paraissent être en nombre fixe dans chaque espèce et Olive a essayé d'en faire la numération. D'après cet auteur, on constate au début de la mitose des stades rappelant le spirème, puis les chromosomes se placent au milieu du corps central et, sans subir aucune modification, se partagent chacun en deux chromosomes fils, qui se portent l'un à chaque pôle. Les deux plaques polaires ainsi formées sont réunies par des fibres achromatiques dérivant de la partie achromatique du réseau et constituant le fuseau, tandis qu'elles émettent vers les parois transversales des rayons cytoplasmiques que l'auteur considère comme des fibres de traction. Dans la suite, on observe des stades dispirèmes.

A. Fischer, qui nie l'existence du noyau des Cyanophycées, constate que le réticulum (qu'il considère comme formé de produits de réserve), se partage lors de la division par un mode qui rappelle la mitose (*Kohlhydratemitose*). Pour Wager, au contraire, la division du corps central est une mitose, avec toutefois des figures ressemblant assez à des dispirèmes. Bütschli admet d'abord l'amitose, mais dans son dernier mémoire, il incline à considérer la division du corps central comme une mitose primitive.

Les conclusions de Hégler, Kohl et Olive sont très exagérées. Néanmoins il est certain qu'il existe pendant la division, au moins dans quelques espèces où le réticulum semble avoir atteint un degré de développement plus élevé, tels que *Ph. favosum*, un certain alignement des cordons chromatiques qui deviennent tous plus ou moins parallèles les uns aux autres, sans que toutefois leurs anastomoses disparaissent et sans que l'on ne puisse constater aucun tronçonnement du réticulum ; mais on n'observe ni spirème, ni formation de chromosones, ni partage de granulations chromatiques. Les cordons du réseau, ainsi disposés en faisceaux, s'étranglent dans leur partie médiane, puis ils s'y coupent pour former deux réseaux fils. Les cordons chromatiques de ces derniers semblent alors se resouder à l'endroit où ils s'étaient coupés en produisant des figures qui présentent une ressemblance évidente avec

Digitized by Google

des dispirèmes. En somme cette division ne paraît pas pouvoir être rattachée complètement à l'amitose, telle que l'a décrite par exemple Gonder dans l'appareil chromidial de l'*Opalinopsis sepiolæ* dont nous parlerons plus haut (fig. 3) : elle présente au contraire, par certains côtés, quelque ressemblance avec une mitose : orientation des cordons chromatiques, leur partage médian, stades dispirèmes. On peut la considérer comme un intermédiaire entre l'amitose et la mitose, mais beaucoup plus rapproché de la première que de la seconde.

En outre du réticulum chromatique, on observe, dans les cellules de *P. flavosum*, des grains de sécrétion de natures diverses, qui correspondent aux granulations réfringentes visibles sur le vivant. Ce sont : 1° les corpuscules métachromatiques, 2° les grains de cyanophycine, 3° les corps nucléoliformes.

1° Les *corpuscules métachromatiques* correspondent aux « *Schleimkugeln* » de Palla, *grains rouges* de Bütschli, *sphères mucilagineuses* de Nadson, *grains d'anabénine* de Fischer, *grains de volutine* de Meyer. Ils présentent des propriétés absolument identiques à ceux que nous avons fait connaître dans les Levures et les Ascomycètes (17) ; ils ne se rencontrent que dans le corps central où ils paraissent toujours disposés sur la trame du réticulum ou dans l'intérieur des alvéoles, ce qui semble donc prouver d'une manière certaine qu'ils sont sécrétés aux dépens du réticulum chromatique (Pl. 9, fig. 32 à 42 et 48 à 51). Rappelons que dans les Levures et les Ascomycètes, nous avons constaté que les corpuscules métachromatiques naissent presque toujours dans le voisinage immédiat du noyau, mais nous n'avons pas pu prouver l'influence du noyau sur la sécrétion de ces corps. Le fait que, dans les Cyanophycées, les corpuscules métachromatiques apparaissent nettement comme des productions du réticulum chromatique paraît indiquer que, dans les Champignons, le noyau doit exercer aussi un rôle important dans leur sécrétion.

Les corpuscules métachromatiques existent dans presque toutes les cellules. Dans les filaments jeunes, en voie de croissance, ils sont extrêmement nombreux, et répartis dans le corps central à l'état d'une poussière de très petites granulations (Pl. 9, fig. 48); dans les cellules plus âgées, ils deviennent souvent moins nombreux, mais ils augmentent de dimension et prennent la forme de

Digitized by Google

grosses sphérules. Ils disparaissent complètement ou subsistent à l'état de gros globules dans les cellules très âgées. Ils se comportent donc comme dans les Champignons et semblent jouer le rôle de produits de réserve.

2° On rencontre également dans le corps central de grosses sphères réfringentes, de dimensions variables, disposées dans l'hyaloplasme et toujours en dehors de la trame du réseau chromatique (Pl. 9, fig. 1, 2, 3, 9, 10, 50 et 51) : leur nombre varie entre une et deux, rarement plus. Elles fixent difficilement les colorants; elles prennent avec le bleu Unna une coloration légèrement métachromatique, d'un bleu pâle verdâtre qui tranche avec le bleu violacé du cytoplasme; elles se colorent également en bleu pâle par l'hémalun. L'hématoxyline ferrique, l'hématoxyline cuprique, la safranine les colorent d'une manière intense. Elles sont le plus souvent homogènes, parfois cependant elles apparaissent formées de zones concentriques alternativement foncées et claires. Généralement, elles sont entourées d'un alvéole hyalin. Par la manière dont elles se colorent, ces sphérules rappellent beaucoup les cristalloïdes de protéine que nous avons eu l'occasion d'étudier tout récemment dans les graines de Ricin (18). Ces corps ne s'observent que dans certaines cellules, leur présence n'est donc nullement constante et il n'est pas possible de les considérer comme des nucléoles. Ils paraissent correspondre à des granulations que Art. Meyer a décrit, dans *Oscillatoria simplicissima*, sous le nom de corps nucléoliformes « *nucleolusähnlicher Körper* ».

3° Les « *Cyanophycinkörper* » de Hiéronymus et de Palla, (« *grains incolorés* » de Bütschli, « *grains de réserve* » de Nadson, etc.) sont presque toujours disposés dans le cytoplasme cortical : les uns sont très petits, anguleux et placés uniquement dans le voisinage des cloisons transversales des cellules (pl. 9, fig. 37 et 38) : ils s'observent surtout dans les trichomes jeunes en voie de multiplication. D'autres ont des dimensions variables, parfois assez considérables et sont répartis dans tout le cytoplasme cortical. Ces derniers sont généralement de formes rondes et montrent souvent une partie périphérique plus chromophile que le centre (pl. 9, fig. 47) ; on les rencontre quelquefois dans le corps central, surtout dans les cellules un peu âgées (pl. 9, fig. 43 et 45). Ces deux sortes de grains de cyanophycine sont caractérisées par la coloration

Digitized by Google

bleue qu'elles prennent avec l'hémalun ; elles se colorent également par l'hématoxyline ferrique avec laquelle elles prennent une teinte faible (pl. 9, fig. 1, 6 et 8). Elles sont peut-être de nature identique. Les « Cyanophycinkörper » ne sont pas des productions constantes ; ils n'apparaissent que dans certaines conditions difficiles à déterminer. On ignore leur rôle; ils ont été considérés généralement comme des produits de réserve.

On remarque, en outre, la présence de glycogène plus ou moins abondant dans la plupart des cellules. Le glycogène paraît naître dans le cytoplasme cortical, mais il pénètre bien vite dans le corps central et finit par envahir la cellule tout entière. Nous avons rencontré du glycogène dans la plupart des autres espèces étudiées.

Quelques auteurs, entre autres Kohl, ont signalé l'existence de globules d'huile dans la couche corticale de certaines espèces de Cyanophycées. Dans *P. favosum*, pas plus que dans les autres espèces examinées, nous n'avons pu mettre en évidence la présence d'huile.

b) Autres espèces d'Oscillariées. Quelques autres Oscillariées, *Microcoleus chthonoplastes (Thuret)*, *Lyngbia æstuarii* (*Liebman*), *Lyngbia semiplena* (Ag.), nous ont offert une structure à peu près analogue à celle que nous venons de décrire dans *P. favosum*, comme le montrent les figures 56 à 59 des planches 10 et 11. La division du réseau chromatique s'effectue de la même manière ; toutefois, on ne remarque pas d'orientation des filaments chromatiques aussi caractérisée que dans *P. favosum* et la division paraît encore beaucoup plus rapprochée de l'amitose. Les gaînes mucilagineuses qui enveloppent les trichomes, lorsqu'elles sont suffisamment épaisses pour se distinguer nettement dans les coupes, prennent une coloration rouge violacée avec le bleu Unna. Cette métachromasie a été déjà signalée pour les substances mucilagineuses des animaux. La figure 59 des planches 10 et 11 représente une très petite Oscillaire que nous n'avons pu déterminer et dont le diamètre est à peu près celui d'une Bactérie de moyenne dimension.

B. — Scytonémées

Scytonema cincinnatum. — Nous n'avons pu examiner qu'une espèce de Scytonémées : le *Scytonema cincinnatum*. Cette espèce,

Digitized by Google

provenant des sources de Lez, près de Montpellier, et due à l'obligeance de M. Flahault, présente certaines particularités sur lesquelles il est nécessaire d'insister. Dans les trichomes jeunes, on remarque un réseau chromatique très enchevêtré et de volume considérable présentant à peu près les mêmes caractères que celui des espèces précédemment décrites et se divisant d'une manière analogue (Pl. 10 et 11, fig. 62 à 65). Dans les cellules âgées et à l'état de repos, on n'observe pas de condensation du corps central comme dans *P. favosum* et surtout dans les Rivulariées et les Nostocacées que nous étudierons dans la suite, mais au contraire une dissémination du réseau sur toute la cellule. La cellule se vacuolise en entier : les vacuoles, d'abord petites, se fusionnent et se transforment en grosses vacuoles séparées par une trame cytoplasmique très mince. Les limites entre le corps central et la couche corticale disparaissent et le réticulum chromatique se dissémine à travers la cellule tout entière, dans la trame cytoplasmique (Pl. 10 et 11, fig. 66 à 74). Souvent, il semble être morcellé et constitué de filaments épars, mais, dans la plupart des cas, une xamen attentif laisse apercevoir de fines anastomoses réunissant ces filaments les uns aux autres ce qui laisse penser, qu'en se disséminant dans la cellule, le réseau chromatique reste néanmoins continu. On observe donc ici une disparition du corps central et une sorte de diffusion de noyau qui se répartit dans toute la cellule : cette structure rappelle beaucoup celle qui a été décrite par Gonder dans certains Protozoaires, entre autres dans *Chromidinia elegans* dont nous représentons plus loin quelques figures. Dans les cellules très âgées, le réticulum disparaît peu à peu et se réduit à quelques filaments disposés sur la périphérie de la cellule, tandis que toute la partie médiane est occupée par une énorme vacuole (Pl. 10 et 11, fig. 75 et 77).

Nous avons remarqué une structure analogue dans une espèce de Cyanophycées que nous avons recueillie sur un tronc d'arbre et qu'il ne nous a pas été possible de déterminer.

(*A suivre*).

Digitized by Google

OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

SUR LE GENRE *DUNALIELLA*

par E. C. TEODORESCO (*Fin*).

AUTRE FORME DE REPOS

Dans les mêmes préparations où s'étaient formés les hypnozygotes. à cause de la concentration de l'eau, j'ai trouvé d'autres formes de repos, à contenu divisé en un grand nombre de cellules comme on peut voir dans les figures 57 à 61 et 64 à 68, Pl. 7. Ce sont des groupes ayant 11 à 32 μ de diamètre, composés d'un nombre variable de cellules toujours vertes. Ces groupes proviennent des zoospores de la Dunalielle verte, qui après avoir passé à l'état dormant se sont divisées un certain nombre de fois. Dans l'eau concentrée, ces groupes restent indéfiniment à l'état immobile, tout comme les hypnozygotes. Mais dès qu'on les place dans une eau diluée, ou qu'on laisse les préparations qui les contient, dans une chambre humide, on les voit bientôt se transformer en zoosporanges. A cet effet, les cellules, qui étaient polygonales, commencent à prendre une forme ovoïde ou ellipsoïdale, forment des flagellums et deviennent ainsi des zoospores; ces zoospores prennent des mouvements fourmillants à l'intérieur de la membrane commune et s'agitent d'abord sur place; bientôt elles se déplacent dans toutes directions à l'intérieur du zoosporange, comme si elles cherchaient une sortie. Les zoospores peuvent rester dans cet état de fourmillement pendant quatre heures; elles s'échappent assez lentement et une à une, de leurs zoosporanges. Ainsi, dans le zoosporange représenté dans la figure 60, Pl. 7, les zoospores ont commencé à s'agiter vers onze heures du matin, et à quatre heures de l'après-midi il restait encore quelques zoospores incluses à l'intérieur de l'enveloppe commune (fig. 61). Un autre

Digitized by Google

zoosporange contenait, à une heure de l'après-midi, 13 zoospores; à quatre heures il restait encore, dans le zoosporange, cinq zoospores qui continuaient à s'agiter sans cesse.

Les zoospores sorties des zoosporanges que je viens de décrire ont exactement la structure et la forme des zoospores ordinaires de la Dunalielle verte; c'est-à-dire qu'elles sont pourvues d'un stigma rouge.

Maintenant que nous connaissons d'une manière complète la structure et le développement du genre *Dunaliella*, il convient de tirer, de ce qui précède, une conclusion intéressante, au point de vue systématique. Nous avons vu d'abord que les zoospores à hématochrome n'ont pas de stigma; on peut bien s'en convaincre en examinant surtout des zoospores, qui, par culture dans une eau de plus en plus diluée et à l'ombre, ont perdu le pigment rouge et sont devenues complètement vertes. Ces zoospores à hématochrome produisent des gamètes également rouges; les zygotes rouges qui en proviennent, engendrent, en germant, des zoospores rouges sans stigma. Ainsi, au point de vue génétique, il n'y a aucune relation entre ces Dunalielles normalement à hématochrome et sans stigma, et entre les autres Dunalielles, qui sont toujours vertes et possèdent toujours un stigma rouge. Ces dernières donnent en outre naissance à des zygotes verts, qui produisent des zoospores également vertes et à stigma. Enfin les zoospores des Dunalielles à stigma passent, dans des circonstances défavorables, à l'état immobile et forment, par division répétée, des familles de forme irrégulière, qui se transforment en zoosporanges dans les conditions favorables de vie. On peut donc caracteriser le genre *Dunaliella* avec les deux espèces, de la manière suivante :

Dunaliella Téod., *Organisation et développ. du Dunaliella* (Beihefte z. Bot. Centralbl. Bd. XVIII, 1 Abth., Heft 2, 1905, p. 215).

Cellulae vegetativae mobiles, semper solitariae, ovales, oblongo-ellipticae vel oblongo-cylindricae, proprietate parva metabolica preditae; membrana (pellicula) continua, directe cytoplasmatem involvens, simul cum corpore cellulae formam commutans, materiis cellulosicis et pecticis destituta, qua re chlorozincico iodurato nec tincturae iodinicae et acidi sulphurici ope non caerulescit neque vero ruthenico rubro rubescit; cytoplasma hyalinum aut, haematochromate causa, auran-

Digitized by Google

tiaco-flavum, roseum vel sanguineo-rufum, ad polum anteriorem semper hyalinum; nucleus majusculus in anteriori parte situs; chlorophorum singulum, conspicuum, viride vel flavescenti-viride, dimidiam partem posteriorem cellulae fere totam occupans, pyrenoidem amyliferum majusculum fovens; cellulae aut stigmate rubro laterali aut nullo donnatae; polus anticus ciliis finis flagelliformibus, corpus cellulae superantibus, instructus; vacuolae contractilae ad flagellorum insertionem nullae.

Propagatio asexualis bipartitione longitudinali cellularum in statu agili; praeter haec possunt cellulae vegetativae statum quietis induere tegminemque rufum, rugulosum efficere; nonnunquam devisione succedanea cellularum in statu quiescenti familiae formantur et cellulae filiales ruptura membranae matricalis libere fiunt.

Generatio sexualis zoogametis aequimagnis vel subaequimagnis binatim inter se in statu agili copulantibus; zygota quiescentia membrana simplici, laevi cytioplasmate paullulum retracto instructa, iterum aquae exposita, divisione succedanea, in 4 cellulas mobiles mutantur, mox vesicam includentem rumpentes et libere dispersas.

Dunaliella salina (Dun.) Teod., l. c. fig. 1-5; Tab. VIII, fig. 1-4, 9-18, 20-22, 24-26, 30-34; Tab. IX, fig. 1-23.

Cellulae mobiles haematochromate causa melleae, aurantiaco-flavescentes, roseae vel sanguineo-rufae, odorem gratum Violae emittentes, stigmato rubro distitutae, 12-16 μ ad 24-28,5 μ longae, 9,5 ad 13,5-17 μ crassae; zygota sphaerica, rubescentia, membrana laevi praedita, magnitudine varia, diametro vulgo 17-19 μ; cellulae perdurantes globosae, rubescentes, membrana duplici, externa rugulosa, praeditae. Fig 1-17, 19-28, 34-45, 47-56, 62-63, 72-75.

Dunaliella viridis n. sp., Teod. l. c., Tab. VIII, fig. 5 8, 19, 23, 27, 28 et 29.

Cellulae mobiles haematochromate distitutae, 13 ad 15 μ longae, 6,3 ad 8,70 μ crassae, chlorophoro viridi, stigmato rubro elongato in parte anteriori sito; zygota sphaerica viridia, membrana laevi; cellulae perdurantes non visae; vegetativae, divisione succedanea in statu immobili familiae formant et cellulae filiales mobiles ruptura membranae cellulae matricalis liberae fiunt. Fig. 18, 29 33, 46, 57-61, 64-71.

Digitized by Google

CONDITIONS GÉNÉRALES DE VIE

D'après ce qui précède on voit que les zoospores de *Dunaliella* peuvent vivre dans des conditions tout à fait exceptionnelles. Pour nous faire une idée de la résistance des cellules mobiles de cette Polyblépharidée, je mentionnerai le fait suivant : En mai 1904, j'avais apporté de Lacul-sarat deux bocaux avec des zoospores ; ils sont restés imparfaitement fermés par un disque en verre, devant une fenêtre bien éclairée du laboratoire, jusqu'au mois de juin 1905 ; je n'y ai ajouté ni des substances nutritives, ni même de l'eau distillée. L'eau s'est évaporée de plus de moitié, et la solution saline a atteint son maximum de concentration, de sorte que des cristaux ont commencé à se former au fond des vases. Malgré cela, les zoospores se trouvaient en très bon état, du moins je n'ai pas pu observer des changements appréciables. Ce fait montre que les zoospores du *Dunaliella* ne sont pas trop exigeantes, quant aux substances nutritives. On ne pourrait pas citer une autre Volvocacée ou Flagellée, qui, dans les mêmes conditions, puisse se multiplier si bien et rester dans un état si florissant au bout d'à peu près un an et demi. D'ailleurs dans l'eau des bocaux il ne s'est développé aucun autre organisme ; c'était, pour ainsi dire, une culture pure.

Cette curieuse observation m'a engagé à étudier de plus près les conditions de vie des Dunalielles. Je reporterai, dans ce qui suit, les résultats que j'ai obtenus et qui ne permettent pas de douter de la résistance vitale de ces organismes.

1. **Sécheresse.** — Grâce à la salinité de l'eau, les zoospores de *Dunaliella* résistent assez bien à la sécheresse ou, pour mieux dire, elles ne sont pas si exposées aux dangers du dessèchement que les autres Volvocacées d'eau douce.

J'ai dit précédemment que j'avais laissé les vases, qui contenaient l'eau salée et les zoospores pendant à peu près un an et demi devant la fenêtre du laboratoire et que pendant ce temps à peu près la moitié de l'eau s'était évaporée. Comme le niveau du liquide a baissé, il résulte qu'une partie des zoospores est restée sur les parois du vase, au dessus du niveau de l'eau. Je pensais, j'étais même presque sûr, que ces zoospores avaient passé à l'état dormant

Digitized by Google

en rejetant leurs flagellums et en s'enveloppant d'une membrane résistante, comme font habituellement toutes les Volvocacées quand elles sont placées dans des conditions semblables. Mais à ma grande surprise, je n'y ai trouvé aucun état de repos. Quelle pouvait être la cause? Je n'aperçois que la suivante: les zoospores restées au dessus du niveau de l'eau étaient toujours entourées par du sel ou bien par de l'eau sur le point de laisser cristalliser le sel marin; mais comme l'atmosphère du bocal se trouvait chargée d'une quantité relativement grande de vapeurs d'eau, comme d'autre part le sel est fortement déliquescent, il est évident que celui-ci, absorbant la vapeur d'eau, les zoospores, qui recouvraient les parois, n'étaient pas exposées à se dessécher complètement; elles étaient donc plongées dans une mince couche d'eau, dans laquelle elles ne peuvent pas se déplacer, il est vrai, mais *elles ne perdent pas non plus leurs flagellums*. En effet, dans ce cas les zoospores s'aplatissent à la surface du support et prennent des formes irrégulières, comme on peut le voir par les figures 12. Les zoospores restent dans cet état pendant un temps indéterminé; peut-être qu'elles continuent même à se diviser. De semblables zoospores se trouvaient sur la paroi des vases jusqu'à un centimètre au dessus du niveau de l'eau; plus haut elles commençaient à périr et à se décolorer, sans se transformer en kystes ou passer à un autre état immobile quelconque, comme font d'habitude les Volvocacées. Lorsqu'on place ces zoospores dans une goutte d'eau moins concentrée, on les voit reprendre, au bout de quelques minutes, leurs mouvements, comme si rien ne s'était passé; elles recommencent également à se mouvoir quand on les étend sur une lame porte-objet, qu'on place dans une chambre humide.

Ainsi donc le sel, qui reste entre ces zoospores, recouvrant la paroi au niveau de l'eau, joue vis-à-vis d'elles un rôle, qui au point de vue des effets obtenus, peut être comparé aux rôles des masses gélatineuses, qui entourent les cellules des diverses Chroococcacées ou bien encore aux membranes imbibées d'eau salée de tant de Floridées et Fucoïdées marines, quand ces plantes sont exposées au dessèchement, pendant le reflux.

Pour mettre mieux en évidence le rôle du sel dans la vie du *Dunaliella*, il ne m'a pas paru inutile de faire un certain nombre d'expériences dont je rapporte ici quelques-unes.

Digitized by Google

Le 29 septembre je place une goutte d'eau salée, contenant des zoospores, sur une lame porte-objet, que je porte dans la cour du laboratoire à l'ombre. La préparation n'est pas recouverte ni par une lamelle, ni par une cloche ; elle est tout simplement exposée à l'air. Pendant le jour, l'eau s'évapore partiellement, les sels commencent à cristalliser et les mouvements des zoospores deviennent lents ; mais durant la nuit suivante, l'atmosphère étant plus chargée de vapeurs d'eau que pendant le jour, le sel absorbe de nouveau l'eau qu'il avait perdu et la goutte reprend de nouveau son volume initial. Le phénomène s'est répété pendant les jours et les nuits suivantes et les zoospores ont continué à vivre et à se mouvoir jusqu'au 6 octobre. ; la préparation s'est complètement desséchée à cette dernière date, parce que l'air a été très sec et que l'évaporation a été favorisée par le vent. Il est évident que pendant ces huit jours, une partie des zoospores sont mortes, étant emprisonnées dans les cristaux, qui se sont formés surtout sur les bords de la préparation. Quand la goutte d'eau salée avec laquelle on expérimente est plus volumineuse, l'expérience dure plus longtemps. Ainsi, je place le 30 septembre une grosse goutte sur une lame à concavité. Cette lame est restée dans la cour du laboratoire, toujours exposée à l'air libre et à l'ombre, jusqu'au 15 octobre, quand elle s'est complètement desséchée. Deux autres préparations, faites de la même manière, se sont conservées l'une du 10 au 26 octobre, l'autre du 13 au 24.

De semblables préparations découvertes, exposées dans la chambre du laboratoire, ne se sont maintenues que peu de temps, l'air y étant constamment beaucoup plus sec. Mais lorsqu'on recouvre la préparation tout simplement d'une lamelle, l'eau s'évapore très lentement ; des préparations faites de cette manière mettent neuf à dix jours à se dessécher complètement. Enfin lorsque la quantité d'eau exposée à l'air libre est encore plus grande, les zoospores s'y maintiennent à peu près indéfiniment ; une petite fiole d'Erlenmeyer, au fond de laquelle j'avais versé une couche d'eau salée ayant à peu près 5 mm d'épaisseur, a séjourné dans la cour du laboratoire depuis le 15 octobre 1904, jusqu'au 4 avril 1905 ; pendant ce temps, le volume de l'eau a diminué très peu et les zoospores sont restées, la plupart, toujours vivantes et mobiles.

Digitized by Google

2. **Température.** — a) *Températures basses.* Des expériences faites depuis longtemps nous ont appris que les zoospores de *Vaucheria clavata*, *Ulothrix zonata* et *Haematococcus pluvialis* ne cessent pas leurs mouvements dans l'eau dont la température tombe à près de zéro. D'autre part, il semble que les zoospores des Algues marines, qui vivent dans les régions polaires, sont mobiles à une température plus basse encore, à —1°8, d'après Kjellmann (1). Les zoospores des Algues d'eau douce ou qui vivent dans l'eau salée peu concentrée, comme l'eau de mer par exemple, ne se prêtent pas aux expériences faites à des températures au dessous de zéro; il n'en est pas de même pour les zoospores du *Dunaliella*, qui peuvent supporter une eau très concentrée. On sait, en effet, qu'une solution saline se prend en glace à une température d'autant plus basse, que la densité en est plus grande. J'ai profité donc de l'occasion qui m'était offerte, pour entreprendre une série d'expériences, dont je rapporte ici quelques-unes.

1° Je verse dans une fiole d'Erlenmeyer 5^{cm^3} d'eau salée très concentrée, contenant des zoospores, que j'avais apportées, en mai 1904, de Lacul-Sarat (aux environs de la ville de Braïla); cette eau formait, au fond de la fiole, une couche ayant à peu près 5^{mm} d'épaisseur. La fiole ouverte a été placée dehors, dans la cour du laboratoire, le 15 octobre 1904; elle y est restée pendant tout l'hiver. La quantité d'eau a été presque constante jusqu'à la fin de l'expérience, car, l'eau étant salée, ce qu'elle perdait par évaporation, dans les jours secs, elle le regagnait en absorbant, dans les journées humides, les vapeurs d'eau de l'atmosphère. Pendant l'hiver 1904, le temps fut particulièrement froid, et le thermomètre descendit, à Bucarest, jusqu'à 20°,8 C. au dessous de zéro. Presque journellement, mais surtout quand il faisait très froid, j'observais, entre 7 h. et 8 h. du matin, les zoospores au microscope. Celles-ci sont restées toujours vivantes et en bon état; parfois elles paraissaient, il est vrai, un peu engourdies par le froid, se mouvant avec difficulté; mais il suffisait de laisser une préparation pendant quelques minutes dans le laboratoire, pour voir les zoospores reprendre leur agilité habituelle. Je ne pus observer aucun changement sensible dans leur structure interne. Mais la chose la plus surprenante,

(1) Comptes rendus, t. 80, p. 474.

Digitized by Google

c'est que, pendant ce temps, je n'ai pu voir les zoospores s'enkyster ou passer à un état immobile (stade *Protococcus*). Il est probable que l'exposition constante de trois mois, à une température aussi basse, n'est pas propice à la vie du *Dunaliella*, mais l'Algue résistait cependant.

2° Un flacon à grande ouverture, contenant à peu près 150$^{cm^3}$ d'eau salée, est resté toujours ouvert et absolument dans les mêmes conditions que la fiole précédente. Les zoospores se sont comportées de la même manière.

3° Je verse de l'eau salée, concentrée à 38° Baumé dans un petit tube en verre, ayant 8^{mm} de diamètre ; j'enfonce ce tube, contenant beaucoup de zoospores, dans un mélange réfrigérant, composé de parties égales de neige et d'alcool. Le thermomètre descend d'abord à —30° pour remonter après 3 minutes jusqu'à —29°. Au bout de 6 minutes, en retirant le tube du mélange réfrigérant, je constate qu'une partie des sels a formé, au fond, un dépôt, tandis que, dans la solution plus diluée qui reste, les zoospores sont vivantes et nagent assez facilement.

Je place une goutte suspendue tout près d'une fenêtre, dans la chambre du laboratoire, et je constate que les zoospores sont phototactiques ; elles se rassemblent, en effet, sur le bord qui regarde la chambre.

4° Le même tube est placé ensuite de nouveau dans le mélange réfrigérant, où il reste 30 minutes. Pendant ce temps la température a varié entre —30° et —26°. J'observe alors que les sels ont formé, au fond du tube, un dépôt transparent, tandis que l'eau surnageante a commencé à se prendre en glace et s'est transformée en une espèce de neige opaque, blanchâtre et molle, dans laquelle on peut enfoncer sans difficulté une spatule. Cette *neige* est formée de cristaux séparés par de l'eau non solidifiée encore. Je retire alors le tube du mélange réfrigérant et je le laisse à —2°, température de l'air où j'opère ; au bout de quelques minutes, la *neige* est fondue. J'observe les zoospores et je constate que la plupart sont vivantes et mobiles ; dans une goutte suspendue, laissée dans la chambre du laboratoire, elles se rassemblent du côté opposé à la lumière. Mais j'observe en même temps, dans la préparation microscopique, un grand nombre de zoospores mortes, les unes entières, d'autres écla-

Digitized by Google

tées et comme déchirées ; ce sont, sans contredit, celles qui ont été transpercées ou emprisonnées dans les cristaux, qui s'étaient formés par l'abaissement de la température, tandis que les zoospores qui se trouvaient dans l'eau séparant les masses cristallines sont restées en bon état.

5° Au bout de 40 minutes, je place de nouveau le tube précédent dans le mélange réfrigérant, où il reste 30 minutes à une température comprise entre —32° et —28° C. Les sels forment au fond du tube, comme dans l'expérience précédente, un dépôt transparent, tandis que la solution surnageante se transforme en une masse opaque, blanchâtre et si solide, cette fois-ci, que je ne puis pas y enfoncer la spatule. Je retire le tube et le laisse pendant une minute à —2°C. ; la masse opaque et solide devient molle. J'en fais une préparation microscopique et je constate, à ma grande surprise, qu'il existe encore des zoospores vivantes, qui se déplacent lentement. Pour bien compter leur nombre, je porte la préparation dans le laboratoire où je la laisse, pendant quelque temps, devant la fenêtre ; les zoospores vivantes étant phototactiques, se groupent sur le bord qui regarde la chambre, et j'en compte une cinquantaine. Ce sont incontestablement celles qui ont pu trouver des interstices entre les cristaux de la masse solidifiée.

6° Un autre tube refroidi pendant une heure entre —29° et —28°C., est brusquement plongé dans de l'eau chauffée à +60°C. ; en examinant le contenu du tube, je vis que dans une goutte on pouvait encore trouver 5 à 6 zoospores de *Dunaliella salina* (à hématochrome) et 10 à 15 zoospores de *Dunaliella viridis*.

Ainsi, dans les conditions où j'ai placé les zoospores, il suit, des expériences que je viens d'exposer, les résultats suivants :

1) Dans l'eau salée très concentrée les zoospores du *Dunaliella* supportent un abaissement considérable de température ; elles peuvent rester pendant tout l'hiver dehors, en plein air à une température qui peut baisser jusqu'à —20°8C. ; elles s'y présentent sous un état qui n'est sensiblement différent de celui de l'été ; cette Polyblépharidée continue d'être mobile et ce n'est que l'activité de la multiplication qui diminue.

2) Dans une semblable eau sursalée, les zoospores supportent, pendant une heure, une température variable entre —32° et —28°C. Il est bien vrai que dans ce cas, la plupart des zoospores périssent ;

Digitized by Google

mais l'action nuisible qu'exerce cette basse température sur les zoospores est due à la formation des cristaux, qui emprisonnent ou transpercent les cellules mobiles et les tuent en les déchirant, tandis que les zoospores, qui se trouvent dans les interstices, entre les cristaux, restent intactes.

3) Les zoospores supportent non seulement un abaissement lent et graduel (expériences 1 et 2), mais encore un changement brusque de température (expériences 3 à 6).

b) *Effets des hautes températures.*— On a vu plus haut que les zoospores de *Dunaliella* vivent aux températures très basses. Mais étant donné que l'eau salée, exposée au soleil, s'échauffe pendant l'été d'autant plus que la concentration en est plus grande, on est porté à croire que les zoospores puissent résister également à des hautes températures, sans passer, bien entendu, à l'état de repos. Je me suis proposé donc d'expérimenter quelle est l'action des températures élevées sur ces organismes.

Les expériences ont été faites, les unes pendant l'hiver, dans des étuves, les autres en été, en exposant l'eau, qui contenaient des zoospores, à l'action directe des rayons solaires.

Expériences en étuve.— Les expériences que je vais citer ont été faites avec des gouttes suspendues sur de petites chambres humides (anneaux de verre collés sur lame porte-objet). Voici quelques résultats.

Expérience N° 1

Heure	Température de l'air dans l'étuve	État des Zoospores
2 heures 5m	24°C.	Zoospores mobiles.
2 heures 26m	34°C.	Zoospores mobiles.
2 heures 40m	42°C.	Zoospores très mobiles.
3 heures 40m	43°C.	Zoospores très mobiles.
7 heures 35m	45°C.	Zoospores immobiles, rigides.

A 7 heures 35 minutes on éteint le bec qui chauffe l'étuve et on y laisse la préparation jusqu'au lendemain matin ; on constate alors

Digitized by Google

que toutes les zoospores sont de nouveau mobiles et en très bon état.

Expérience N° 2

Heure	Température de l'air dans l'étuve	État des Zoospores
1 heure 20"	45°C.	Zoospores mobiles.
1 heure 45"	55°C.	Zoospores immobiles, rigides ; le contenu est devenu un peu granuleux.

Je retire la préparation de l'étuve et je l'expose à la température de la chambre jusqu'au lendemain matin ; je constate alors que les zoospores ont repris leurs mouvements.

Expérience N° 3

Heure	Température de l'air dans l'étuve	État des Zoospores
2 heures 15"	59°C	Zoospores mobiles.
2 heures 25"	59°C.	Zoospores immobiles, rigides; flagellums rigides, droits et dirigés en avant ; contenu cellulaire un peu granuleux.

Le lendemain matin toutes les zoospores ont repris leurs mouvements et sont très agiles. A 9 heures 57 minutes, je place de nouveau la même préparation dans l'étuve. Voici les résultats :

Expérience N° 4

Heure	Température de l'air dans l'étuve	État des Zoospores
9 heures 57"	23°C.	Zoospores mobiles.
10 heures 17"	43°C	Zoospores très mobiles.
10 heures 45"	44°C.	Zoospores très mobiles.
1 heure de l'après-midi.	50°C.	Zoospores immobiles.

Digitized by Google

Exposées à la température de la chambre jusqu'au lendemain matin, les zoospores ne recommencent pas leurs mouvements ; les croyant mortes, j'abandonne la préparation, mais *le surlendemain* je constate, à ma grande surprise, que presque *toutes les zoospores sont redevenues mobiles.*

Expériences en plein soleil.— Ces expériences ont été faites en exposant à l'action directe des rayons solaires un flacon contenant de l'eau très concentrée avec zoospores. L'eau salée s'échauffe assez rapidement, accumule la chaleur et peut atteindre des températures suffisamment élevées. Un thermomètre, plongé dans l'eau du flacon, nous indique la température, tandis qu'un thermomètre témoin, placé à côté du flacon, mais toujours en plein soleil, nous montre la température de l'air ambiant ; celle-ci est constamment beaucoup plus basse que celle de l'eau salée. Ainsi, par exemple, quand le thermomètre plongé dans l'eau salée montrait 51°C., la température de l'air n'était que de 31°C. J'ai fait de nombreuses expériences, mais je ne rapporte ici que les suivantes.

20 Avril 1905.— A huit heures du matin la température de l'eau est de 14°C. ; elle monte assez rapidement, pour atteindre 40°C. à neuf heures 20 minutes ; à dix heures 20 minutes le thermomètre montre 50°C. ; à ce moment les zoospores deviennent immobiles ; j'en fais une préparation et je l'expose à la température de la chambre. A une heure de l'après-midi, les zoospores de *Dunaliella salina* (à hématochrome) sont toujours immobiles, tandis que sur le bord de la préparation on observe 10 à 15 zoospores de *Dunaliella viridis*, très agiles. A cinq heures du soir, le nombre de zoospores de cette dernière espèce a augmenté, tandis que les zoospores à hématochrome ne bougent pas encore. Le lendemain matin, je constate qu'à peu près la moitié des zoospores à hématochrome sont mortes et décolorées déjà, tandis que les autres sont redevenues mobiles, et sont restées en cet état plusieurs jours, jusqu'à ce que, par mégarde, la préparation se soit desséchée.

18 Juin 1905.— La température de l'eau, qui était de 20°C. à sept heures du matin, a atteint, à neuf heures, 46°C. (la température de l'air, en plein soleil, étant à ce moment de 42°C.). A cette température les zoospores du *Dunaliella salina* sont devenues immobiles, tandis que celles du *Dunaliella viridis* se remuent encore. A

Digitized by Google

une heure de l'après midi le thermomètre du flacon marque 49°C. ; à ce moment les zoospores sont toutes immobiles ; j'en fais une préparation. que je laisse pendant 7 heures à la température de la chambre ; au bout de ce temps, toutes les zoospores ont repris leurs mouvements.

Ainsi donc il appert de ce qui précède :

1) Que les zoospores de *Dunaliella* restent mobiles jusqu'à 45°C. ; au delà de cette limite elles passent à l'état de rigidité.

2) Entre 45° et 59°C., la grande majorité des zoospores restent à l'état de rigidité, sans périr. A ce point de vue, les zoospores du *Dunaliella* sont plus résistantes que les zoospores des autres Algues, car les zoospores de l'*Hæmatococcus*, par exemple, périssent, d'après Strasburger (1), vers la température de 50°C.

3) Les zoospores de *Dunaliella* peuvent rester pendant très longtemps à l'état de rigidité ; à ce point de vue les zoospores de cette Algue sont non moins remarquables ; ainsi tandis que les zoospores de l'*Hæmatococcus* recommencent leurs mouvements au bout d'un quart d'heure, celles du *Dunaliella* peuvent rester en état de rigidité 7 à 24 heures et souvent même plus. (Voir l'expérience n° 4).

4) Il semble que les zoospores du *Dunaliella viridis* sont plus résistantes aux hautes températures que celles du *D. salina* ; celles-là tombent en état de rigidité après celles-ci.

Les zoospores du *Dunaliella* peuvent donc supporter des températures extrêmes comprises entre −32° et +59°C. ; ceci dans les conditions expérimentales où je les ai placées. Mais qu'arrive-t-il en réalité dans la nature ? les zoospores vivent-elles à l'état mobile, pendant l'hiver ? Malheureusement il n'existe, jusqu'à présent, des données suffisantes sur la température de l'eau du Lacul-Sarat, ni pendant l'hiver ni pendant l'été. Les quelques indications que je trouve dans le travail de P. Bujor (2) et dans celui de Bastaki (3), sont absolument insuffisantes ; ce lac, cette mare plutôt, ayant une importance balnéologique incontestable, il serait à désirer qu'un observateur scrupuleux et heureusement placé, fasse un jour sur

(1) E. Strasburger : Wirkung des Lichtes und d. Wärme auf Schwärmsporen, Jena, 1878, p. 62.

(2) P. Bujor : Contributions à la faune des lacs salés de Roumanie. (Ann. sc. de l'Université de Iassy, t. I, 1900, p. 28).

(3) Th. Bastaki : Studiu clinic asupra bailor de la Lacul-Sarat, 1903, p. 51.

Digitized by Google

les lieux des observations directes, qui pourront seules nous donner des connaissances certaines.

D'après les données de l'institut météorologique de Roumanie, la température extrême absolue de l'air, dans les environs du Lacul-Sarat, peut baisser jusqu'à —26°C. Mais dans ce cas il est vraisemblable que l'eau du lac n'acquiert pas la même température que l'air. Dans mes expériences, comme je ne me servais que de petites quantités d'eau, celle-ci avait, pendant l'hiver, la même température que l'air ambiant ; mais l'eau du Lacul-Sarat, se présentant sous un grand volume, se refroidit et s'échauffe moins vite ; d'autre part, cette eau étant salée et assez concentrée, elle s'échauffe plus vite en été et se refroidit plus lentement en hiver que l'eau douce ; elle est un accumulateur de calorique. Des observations plus anciennes, ainsi que des recherches plus récentes, faites par Kalecsinsky (1), il résulte que dans les lacs salés il existe, à une certaine profondeur, une couche d'eau, qui accumule la chaleur solaire ; l'accumulation est plus énergique surtout lorsque la couche superficielle du lac est formée par de l'eau très diluée, ce qui arrive lorsqu'un ruisseau ou une source y versent leur eau douce. Ainsi, pour ne citer qu'un exemple, dans le lac Medvé (à Sovata en Hongrie), l'eau s'échauffe en été jusqu'à 61°C. (et même jusqu'à 70°C.) et en hiver, sous la couche de glace, le thermomètre indique encore 30° à 32°C. (2).

3. **Obscurité.**— Cohn (3) et Strasburger (4) ont fait des expériences sur l'influence exercée par l'obscurité sur les mouvements des zoospores de l'*Hæmatococcus* ; ils ont vu que celles-ci peuvent vivre à l'état mobile, en l'absence de la lumière, pendant à peu près 15 jours ; dans les mêmes conditions les zoospores du *Botrydium* périssent au bout de 4 jours, tandis que celles de l'*Ulothrix* ne vivent que 3 jours. En ce qui concerne l'énergie des mouvements, Oltmanns (5) dit que les mouvements des zoospores éprouvent une

(1) Kalecsinsky : *Ueber die Akkumulation der Sonnenwarme in verschiedenen Flüssigkeiten.* (Math. und Naturwiss. Berichte aus Ungara, XXI, 1903). *Ueber die ungar warmen und heissen Kochsalzseen als natürliche Wärmeakkumulatoren.* Földtani Közlony, XXXI, 1901).

(2) Kalecsinsky, l. c.

(3) Cohn, Nova Acta, Bd. XXII, 1850.

(4) Strasburger, l. c. p. 53.

(5) Oltmanns : *Ueber photometriche Bewegungen der Pflanzen.*

Digitized by Google

diminution considérable lorsqu'elles sont placées à l'obscurité. A ce point de vue, les zoospores de *Dunaliella* sont non moins remarquables ; voici le résultat de quelques expériences.

Un flacon, contenant des zoospores de cette Algue, est resté pendant 33 jours dans une obscurité complète. La température varia pendant la durée de l'expérience entre 14° et 23°C. ; au bout de 33 jours la plupart des zoospores sont mortes, mais il reste encore assez de zoospores vivantes.

Le 7 Février 1905, je place une préparation microscopique à l'obscurité ; elle y est restée jusqu'au 3 Avril 1905 ; observant la préparation de temps en temps j'ai pu constater les faits suivants ;

14 Février : les zoospores sont toutes vivantes, mais leurs mouvements sont sensiblement plus faibles qu'à la lumière ; la plupart sont également répandues dans l'eau, mais beaucoup, surtout les zoospores du *Dunaliella viridis*, se sont rassemblées au bord de la goutte d'eau et ont leurs extrémités antérieures dirigés vers la périphérie.

4 Mars : à peu près la moitié des zoospores sont mortes et décolorées ; les autres conservent encore leur couleur normale (rougeâtre ou verte) et sont mobiles.

17 Mars : On observe une diminution graduelle des zoospores vivantes.

3 Avril : Presque toutes les zoospores sont mortes et décolorées ; celles qui restent encore vivantes sont immobiles et rigides, mais possèdent encore leur couleur normale.

Dans cette expérience, une partie des zoospores sont donc restées, dans l'obscurité, pendant une quarantaine de jours.

4. **Lumière.**— On sait que les Volvocacées, placées dans une goutte suspendue, passent d'autant plus vite à l'état de repos, que l'intensité de la lumière est plus grande et cela peut arriver, parfois, au bout d'un quart d'heure (1). Des expériences que nous avons faites à ce point de vue et que nous avons exposées déjà dans le chapitre de la reproduction, il résulte que la lumière n'a pas le même effet sur les zoospores du *Dunaliella* ; ces zoospores restent indéfiniment à l'état mobile quand les autres circonstances sont favorables.

(1). Th. Frank : *Kulturversuche und chemische Reizerscheinungen d. Chlamydomonas lingens.* (Bot, Zeitung, Bd. 62, 1904).

Digitized by Google

5. **Concentration de l'eau.**— Les zoospores de *Dunaliella* vivent dans une eau salée, qui souvent est extrêmement concentrée; pendant l'été lorsque, à cause des grandes chaleurs, l'évaporation est considérable, l'eau du Lacul-Sarat arrive, surtout dans les flaques et les fossés isolés des bords, à la saturation. Dans cette eau sursalée ne vivent alors que les zoospores du *Dunaliella*; toutes les autres Algues et les animaux (même les *Artemia salina*), qui s'y trouvaient en abondance, pendant que l'eau était encore suffisamment diluée, disparaissent complètement à ce moment. L'eau que j'avais apportée en Mai 1904 de Lacul-Sarat a été laissée s'évaporer lentement, à la température de la chambre, jusqu'à ce que les sels ont commencé à se déposer sous forme de cristaux; à cause de la concentration et aussi à cause des myriades de zoospores qu'elle contenait, la liqueur est devenue alors presque sirupeuse. Cette eau *filtrée* possède une densité égale à 1,285, ce qui correspond à 32° Baumé; quand elle n'est pas filtrée le poids spécifique peut s'élever jusqu'à 1,320 ou 35° Baumé et même jusqu'à 38° Baumé, à cause de l'infinité des zoospores, qui y pullulent et qui rendent l'eau sirupeuse, comme le ferait, par exemple, une poudre quelconque qu'on aurait mélangée à l'eau.

Mais les zoospores peuvent s'accommoder aussi d'une solution très diluée; seulement dans ce cas l'hématochrome des zoospores du *Dunaliella salina* diminue et disparaît tout à fait finalement, de sorte que les cellules deviennent complètement vertes (1). La dilution du liquide doit être faite d'une façon graduelle, en y ajoutant chaque jour ou tous les deux jours quelques gouttes d'eau douce ou un petit morceau de glace. J'ai obtenu de cette façon une eau n'ayant que 1,0092 comme densité, c'est-à-dire à peu près 1°,5 Baumé, et dans laquelle les zoospores ne paraissent nullement incommodées. Quand, au contraire, on les transporte brusquement d'une eau très concentrée dans une eau très diluée, alors la plupart des zoospores éclatent, parce que l'isotonie entre le fluide des cellules et celui du milieu ambiant ne se produit qu'avec lenteur. Lorsque le transfert est fait d'une manière brusque, les zoospores du *Dunaliella viridis* se montrent plus résistantes que celle du *Dunaliella salina*; il en meurt, en effet, beaucoup plus

(1) C'est sur de semblables zoospores devenues vertes qu'on peut se convaincre de l'absence complète du stigma chez le *Dunaliella salina*.

Digitized by Google

de cette dernière espèce que de la première. Le transport brusque d'une solution sursalée dans une autre plus diluée a une action intéressante sur les Dunalielles : au bout d'un ou de deux jours les copulations deviennent très abondantes.

Le Lacul-Sarat est soumis à des changements de salure de grande amplitude, suivant les saisons et les précipitations atmosphériques ; la densité de l'eau atteint son maximum pendant les mois de l'été, tandis que, surtout après les grandes pluies de l'automne, la densité diminue considérablement ; au mois de Novembre 1905 la densité était 1,047=6°,5 Baumé, en Février 1905 cette densité était égale à 1,085=11°,5 Baumé. Pendant les années pluvieuses, la densité peut même baisser à 1,021=3° Baumé (1).

Nous avons vu que dans les expériences de laboratoire, les zoospores de *Dunaliella* vivent très bien dans une eau assez diluée ; cependant, d'après les observations que j'ai faites sur les lieux, les zoospores du *Dunaliella salina* manquent complètement, dans le Lacul-Sarat, depuis le commencement de Novembre jusqu'à la fin de Février (2) ; dans l'eau que j'ai apportée en Novembre et en Février, je n'ai trouvé que des zoospores de *Dunaliella viridis* et encore en quantité relativement faible, tandis que à ce moment ce sont les *Carteria* qui prédominent. Il est donc certain, que d'autres circonstances défavorables doivent intervenir pour obliger le *Dunaliella salina*, autrement si abondant pendant l'été, à passer à l'état de repos.

Action des différents sels pris isolément.— J'ai essayé de voir ce qui arriverait si on transportait les zoospores dans des solutions de divers sels qui entrent dans la composition de la liqueur nutritive de Knop ou qui se trouvent dans l'eau du Lacul-Sarat. J'ai employé à cet effet des solutions toujours concentrées jusqu'à la saturation et j'ai expérimenté avec les sels suivants : sulfate de soude, sulfate de magnésie et nitrate de potasse. Dans le sulfate de soude, on observe, au bout de deux jours, une épidémie de copulations et les zygotes passent immédiatement à l'état de repos. D'après les expériences, que j'ai répétées plusieurs fois, c'est le moyen le plus sûr pour provoquer rapidement les copulations des gamètes, chez le

(1) D'après I. G. Apostoleanu : *Baile de la Lacul-Sarat* (Bucuresci, 1894), cité par P. Bujor, l. c.

(2) D'après des observations faites en 1905.

Digitized by Google

Dunaliella salina surtout. Les zoospores qui restent dans la préparation paraissent vivre indéfiniment; c'est ainsi que dans une culture faite le 10 Octobre, on observe, le premier Décembre, des zoospores en très bon état, nageant parmi les zygotes.

Le sulfate de magnésie produit les mêmes effets que le sulfate de soude, avec cette différence que les copulations ne s'observent pas toujours; parfois elles sont très abondantes, d'autres fois presque nulles ; autrement les zoospores vivent assez bien, du moins je les ai vues pendant 50 jours en assez bon état. Dans une solution saturée de nitrate de potasse, je n'ai pas constaté de copulations; mais les zoospores se portent bien et ne paraissent nullement incommodées.

Action d'autres substances.— Vu la grande concentration des liquides, dans lesquels peuvent vivre les Dunalielles, j'ai essayé également l'action d'autres substances fortement plasmolytiques, par exemple la glycérine, une solution sirupeuse de sucre ou le miel naturel. Ainsi dans la glycérine à 50 p. 100, les zoospores cessent pour le moment leurs mouvements; mais si on place la préparation dans une chambre humide, la glycérine se dilue petit à petit et les zoospores redeviennent mobiles et vivent ainsi pendant longtemps; une préparation faite de cette manière est restée en très bon état pendant 11 jours, quand l'expérience a pris fin. Il en est de même lorsqu'on emploie de la glycérine à 75 p. 100, avec cette différence que dans ce dernier cas une bonne partie des zoospores, surtout celles du *Dunaliella salina*, périssent. Dans la glycérine concentrée, ce n'est qu'une partie des zoospores du *Dunaliella viridis* qui résistent et seulement quelques-unes des grosses zoospores à hématochrome. Dans la glycérine concentrée à 75 p. 100, les zoospores se ratatinent d'abord plus ou moins, pour reprendre, chez les zoospores qui restent vivantes, la forme et le volume normal, lorsque la liqueur s'est diluée et qu'elle est devenue isotonique au suc qui imbibe la cellule. Ici ce sont encore les zoospores du *Dunaliella viridis* qui résistent le plus.

Digitized by Google

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 6.

Fig. 26-40. — 26 à 28, bipartition d'une zoospore de *Dunaliella salina*. — 29 à 33, copulation des gamètes du *Dunaliella viridis*. — 34 à 40, différentes formes de bizoospores ou zoospores monstrueuses de *Dunaliella salina*.

Planche 6bis.

Fig. 41 à 46, différentes formes de bizoospores ou zoospores monstres de *Dunaliella salina*. — 47, germination des hypnozygotes de *Dunaliella viridis*. 48 à 52, hypnozygotes de *Dunaliella salina* — 53 -54, germination des hypnozygotes de *Dunaliella salina*. — 55 et 56, membranes des zygotes de *Dunaliella salina* après la sortie des zoospores.

Planche 7.

Fig. 57-75. — 57 à 61, états de repos et leur germination chez le *Dunaliella viridis*. — 62 à 63, zoospores de *Dunaliella salina*, dont les flagellums sont en train de pousser. — 64 à 68, stades de repos de *Dunaliella viridis*. — 69, copulations de trois gamètes de *Dunaliella viridis*. — 70 et 71, copulation de gamètes de taille inégale chez le *Dunaliella viridis*. — 72 à 74, copulation normale chez le *Dunaliella salina*. — 75, zoospore vacuolisé et en train de se désorganiser de *Dunaliella salina*.

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*Suite*).

Coupe VI, fig. 77. — Peu à peu, la soudure entre les différents faisceaux s'accentue, en même temps que s'opère une réduction dans l'ensemble du système libéro-ligneux. La figure 77, représentant une coupe située à une certaine distance au dessous du nœud, montre la condensation de tous les faisceaux de la figure 76 en douze faisceaux. A droite et à gauche du faisceau antérieur *fam*, chacun des groupes *fba*, *amd*, *al* et *fba' amg*, *al'* se résout en un faisceau latéral *Al*, *Al'*. Une réduction analogue s'opère dans les faisceaux *Pl Pl'* des groupes postérieurs.

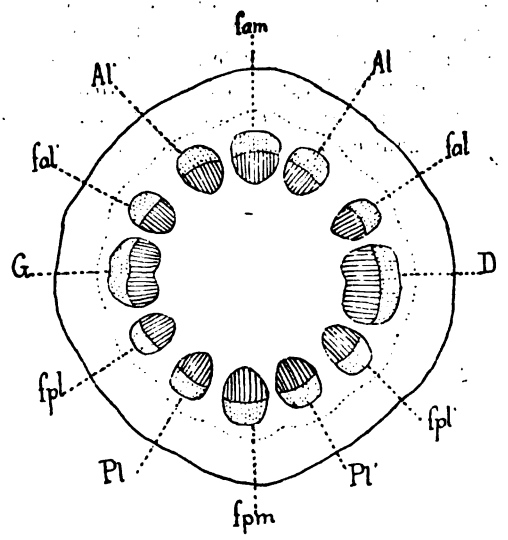


Fig. 77. — *Lonicera Caprifolium*. Pour la désignation des faisceaux, voir le texte.

A droite, le groupe des trois faisceaux *dl'*, *dm*, *dl*, se fond en un gros faisceau unique *D*, qu'avoisinent les faisceaux *fal*, *fpl'*, provenant respectivement des régions latérales des feuilles *a* et *p*.

Digitized by Google

Il en est de même à gauche pour le faisceau *G* et les latéraux *fal*, *fpl*.

La structure de la tige, avec ses douze faisceaux, se trouve ainsi reconstituée, comme dans la figure 72, mais son plan de symétrie est perpendiculaire à celui qu'elle possédait dans l'entre-nœud supérieur.

En somme, les rapports entre les faisceaux de deux traces successives peuvent se résumer ainsi :

Si nous appelons feuille antérieure et feuille postérieure les deux feuilles d'un verticille donné, celles du verticille supérieur seront situées l'une à droite, l'autre à gauche. Dans ce cas, au niveau de l'insertion des feuilles antérieures et postérieures, chacun des faisceaux latéraux de la feuille antérieure, je suppose, va s'insérer près du faisceau médian du groupe de droite ou de gauche, et descend côte à côte avec lui jusqu'au nœud inférieur. Arrivé à ce point, il s'unit avec l'une des moitiés de ce faisceau médian droit ou gauche, qui vient de se bifurquer, au niveau de l'insertion foliaire inférieure.

Il s'établit ainsi une communication entre les groupes vasculaires des divers segments foliaires, et cette communication est assurée par les faisceaux latéraux de chaque trace foliaire.

Origine de cette structure.

En pratiquant une série de coupes transversales à partir du point végétatif, il nous sera possible de suivre l'établissement progressif d'une tige ainsi constituée.

Quand on coupe très près du sommet une extrémité de plante telle que celle qui a fourni la coupe longitudinale (fig. 16), les premières sections n'intéressent que les initiales. On n'observe aucune différenciation caractérisée (fig. 78, A) dans le sommet, qui apparaît comme une ellipse entre les sections des deux premières feuilles.

Dès la 10e coupe, les bases de ces deux feuilles, excessivement jeunes, commencent à se souder, à la partie centrale (fig. 78, B). J'ai représenté cette structure dans la fig. 78, à un fort grossissement (400/1). La partie centrale présente en son milieu une coupe de l'initiale médullaire *m*, sous la forme d'une grande cellule subdivisée. Tout autour de cette cellule, les segments médullaires qui en

Digitized by Google

proviennent sont disposés en files rayonnantes : ils tendent ainsi à écarter l'un de l'autre les segments foliaires opposés. De cette cellule *m*, partent également des files d'éléments, comme *i* et *i'* qui correspondent aux assises initiales des régions vasculaire, corti-

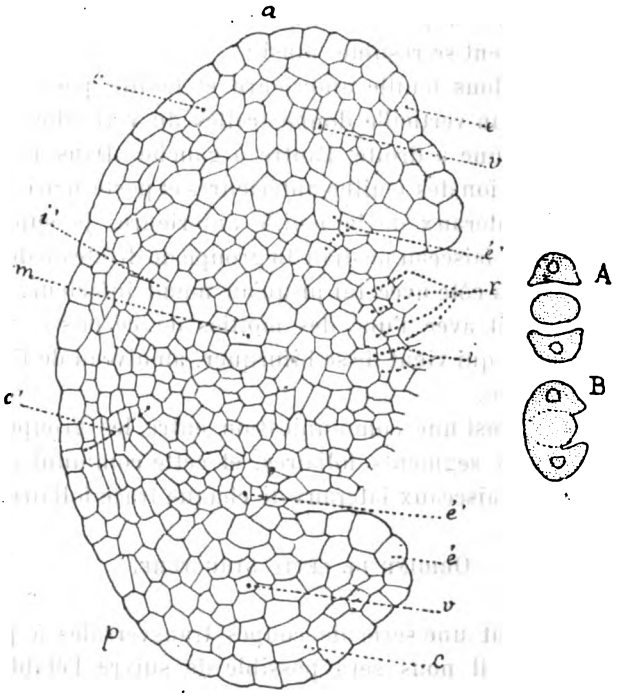


Fig. 78. — *Lonicera Caprifolium*. Coupe transversale près du sommet. A B, Schéma de deux des premières coupes, montrant les rapports entre les premières feuilles et la partie centrale. Dans la grande figure : *m*, initiale médullaire ; *i*, *i'* initiales vasculaires du 1er segment foliaire ; *r*, cellules disposées en files régulières ; *é*, *é'*, méristème épidermique ; *c*, *c'*, méristème cortical ; *v*, méristème vasculaire. *a*, feuille antérieure ; *p*, feuille postérieure $\left(\frac{400}{1}\right)$.

cale et épidermique : elles sont dirigées dans le sens de la croissance maxima, car c'est dans leur direction que se trouvent les plans médians des deux feuilles suivantes. A droite et à gauche de ces files initales, les cellules des régions périphériques sont, en certain points, disposées en files radiales régulières, comme en *r*, par exemple.

Digitized by Google

Dans les deux jeunes feuilles, la nervure médiane commence à s'indiquer en *v*, par quelques cloisonnements; les deux feuilles adhèrent à la partie centrale par leur épiderme, en *é'*, et un peu plus loin par leur région corticale, en *c'*.

Douzième coupe. — La coupe de la fig. 79, passe par l'aisselle des deux premières feuilles, comme le montre le schéma *B*, placé

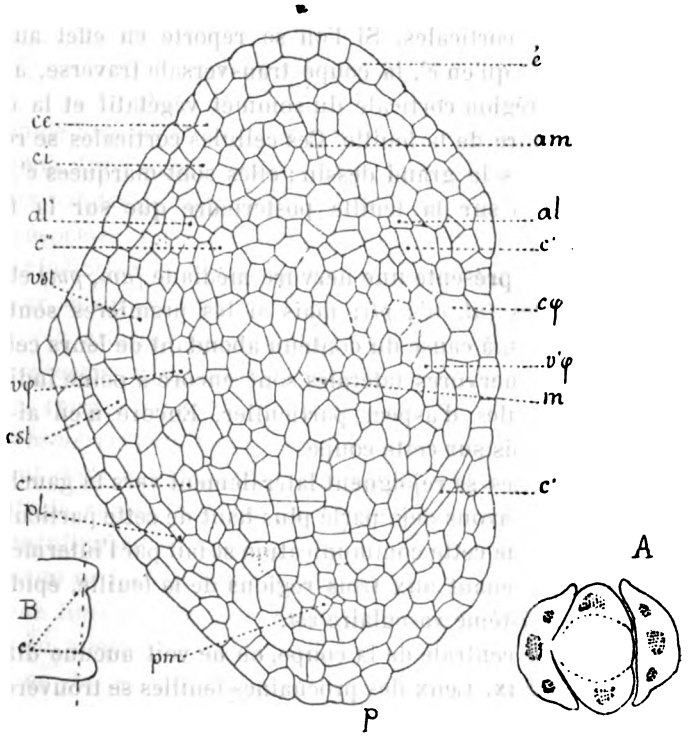


Fig. 79. — *Lonicera Caprifolium*. 12e coupe transversale à partir du sommet. A, Rapports de la coupe avec les parties voisines dans le bourgeon terminal; B, Direction suivant laquelle a été menée la section. — *a*, feuille antérieure; *p*, feuille postérieure; *am*, *al*, *al'*, faisceaux de la feuille antérieure; *pm*, faisceau médian de la feuille postérieure; *csl*, région corticale stipulaire; *st*, région vasculaire stipulaire; *é*, épiderme; *c*, écorce, *c'*, *c''*, région corticale supérieure des deux premières feuilles $\left(\frac{400}{1}\right)$.

au bas de la figure. Le petit dessin d'ensemble, *A*, indique la position de la coupe dans le bourgeon terminal et ses rapports avec les

Digitized by Google

feuilles voisines : elle adhère un peu, par sa partie gauche, avec la feuille de gauche du verticille suivant.

Dessinée à une grande échelle, elle se montre formée de deux bases foliaires embrassant une région centrale de forme circulaire. Pour plus de commodité, nous appellerons feuille antérieure la feuille *a* ; feuille postérieure la feuille *p*. (Fig. 79).

Dans la feuille *a*, on distingue l'épiderme *é*; l'écorce inférieure dédoublée partiellement, en *ce*, *ci*. La coupe rencontre encore d'autres cellules corticales. Si l'on se reporte en effet au petit schéma *B*, on voit qu'en *c'*, la coupe transversale traverse, à l'aisselle foliaire, la région corticale du sommet végétatif et la région corticale supérieure de la feuille. Ces cellules corticales se retrouvent en partie dans le grand dessin ; elles sont marquées *c'*, *c''*, et sont plus visibles sur la feuille postérieure que sur la feuille antérieure.

Chaque feuille présente une nervure médiane *(am, pm)* et deux nervures latérales (*al*, *al'* ; *pl*); mais si les premières sont bien nettement visibles, à cause du contenu abondant de leurs cellules, en revanche, les nervures latérales sont encore à peine indiquées par quelque cellules d'aspect particulier. Encore n'en ai-je pu distinguer que trois sur cette coupe.

Les deux feuilles se rejoignent latéralement vers la gauche par leurs bases. Nous avons déjà parlé plus haut de cette particularité. Ici nous voyons que cette communication se fait par l'intermédiaire de cellules appartenant aux trois régions de la feuille, épiderme, écorce *cst* et méristème vasculaire *vst*.

Dans la partie centrale de la coupe, on ne voit aucune différenciation en faisceaux. Ceux des prochaines feuilles se trouveront en *vφ*, *v'φ*, mais on n'en voit encore aucune indication bien caractéristique.

(A suivre).

430 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le Gérant, Ch. Tual.

Digitized by Google

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA RESPIRATION DES BACTÉRIACÉES

par M. P. GAUCHERY (1)

INTRODUCTION

Comme tous les êtres vivants, les bactéries ont un besoin absolu d'oxygène. On s'en est rendu compte déjà depuis longtemps, mais toujours par des moyens détournés (Expérience de Engelmann avec le microspectre objectif, pullulation du bacillus subtilis à la surface d'une infusion de foin où il forme un voile épais au contact de l'air extérieur, et du micrococcus aceti à la surface des liquides alcooliques, oxydation de l'azote des composés ammoniacaux du sol par le micrococcus nitrificans, désoxygénation de l'hémoglobine des globules rouges par le bacillus anthracis, etc.).

Les bactéries emploient l'oxygène à oxyder leur protoplasma ou l'aliment dont elles disposent; le résidu de la respiration est de l'anhydride carbonique ou des produits spéciaux (fermentation acétique, nitrification, etc.).

Mais on ne sait ni dans quelle mesure les bactéries absorbent l'oxygène libre et dégagent l'anhydride carbonique, quelle est la valeur du quotient respiratoire, en un mot, ni quelles sont les variations de ce quotient avec l'âge de la culture, le milieu, la température, la lumière, etc.

C'est à toutes ces questions que nous nous proposons de répondre dans ce travail, grâce à un dispositif spécial, nous permettant d'apprécier le phénomène avec l'appareil de MM. Bonnier et Mangin, communément employé en biologie végétale pour des recherches analogues.

(1) Les épreuves de ce Mémoire avaient été communiquées à M. Gauchery lorsqu'une grave maladie l'a enlevé en quelques jours à ses amis et à ses collègues. M. Paul Gauchery, docteur en médecine et docteur ès-sciences, préparateur à la Sorbonne, déjà connu par ses remarquables recherches d'anatomie comparée, avait entrepris de nouveaux travaux très intéressants que cette mort imprévue est venue interrompre.

Digitized by Google

Voici une culture sur milieu solide tel que la gélose par exemple, et contenu dans un tube à essai ordinaire. Supposons ce tube renversé sur la cuve à mercure dont la surface a été préalablement flambée à l'alcool ; à l'aide d'un tube en verre, deux fois recourbé et muni d'une poire en caoutchouc, nous obtiendrons, par aspiration, en décomprimant brusquement la poire entre les doigts, une colonne de mercure dans le tube de culture. Cette colonne sera de 7 centimètres de hauteur si l'extrémité libre du tube de verre en U a 7 centimètres de longueur. La colonne mercurielle emprisonnera au contact de la surface ensemencée un certain volume d'air dont la composition sera primitivement celle du milieu ambiant. Si la composition de ce volume d'air varie, si même ce volume varie, nous serons autorisés à admettre que les variations seront dues aux échanges gazeux fournis par la respiration de la culture.

Nos recherches ont porté principalement sur le *Bacille de Kiel*, dont les cultures rouge-cire poussent très vite sur la gélose. Nous les avons étendues aux *Bacillus prodigiosus*, *Sarcina lutea*, *B. megaterium*.

L'étude des phénomènes respiratoires chez les bactériacées comporte plusieurs chapitres, qui constitueront le plan de ce mémoire :

1° Étude de la respiration normale.

a) Démonstration du phénomène, absorption de l'oxygène, dégagement de l'acide carbonique.

b) Variations des volumes gazeux échangés par la respiration. Quotient respiratoire. Gain d'oxygène réalisé par les bactéries. Durée de la respiration normale dans l'air confiné.

c) Variation de l'intensité respiratoire avec l'âge de la culture, la température, la lumière ; action de certains agents chimiques (chloroforme, éther).

2° Étude de la vie asphyxique ou respiration intra-moléculaire. Respiration dans une atmosphère confinée ; résistance à l'asphyxie, limites de cette résistance.

3° Produits solubles sécrétés par les bactéries asphyxiées. Action de ces produits solubles sur les individus normaux.

Digitized by Google

ÉTUDE DE LA RESPIRATION NORMALE CHEZ LES BACTÉRIACÉES

La composition de l'air initial en contact avec les cultures est celle du laboratoire ; elle ne s'éloigne pas sensiblement de la suivante :

O : 0,2050.
Az : 0,7950.
CO^2 quelques dix-millièmes.

L'analyse de l'air est faite avec l'appareil de MM. Bonnier et Mangin par la potasse et le pyrogallate de potasse.

Deux tubes de gélose, ensemencés avec le *B. rouge de Kiel*, sont renversés sur la cuve à mercure, et laissés à la température du laboratoire (16°). Au bout de 24 heures nous trouvons par l'analyse.

1er Tube : 4,30 p. °/o de CO^2.
12,40 p. °/o d'O.

2e Tube : 5,25 p. °/o de CO^2.
9,13 p. °/o d'O.

et au bout de 48 heures :

1er Tube : 8,70 p. °/o de CO^2.
3,05 p. °/o d'O.

2e Tube : 8,63 p. °/o de CO^2.
0,81 p. °/o d'O.

Au bout de 3 jours, l'oxygène libre a complètement disparu de l'atmosphère interne.

Avec la *Sarcine jaune*, le phénomène a été beaucoup plus lent.

1er Tube :

2e jour :	0,48	CO^2.
	20,00	O.
7e jour :	4,21	CO^2.
	13,98	O.
9e jour :	11,68	CO^2.
	0,49	O.
15e jour :	13 87	CO^2.
	0	O.

Digitized by Google

2e Tube :

7e jour :	3,69	CO^2.
	13,67	O.
9e jour :	9,29	CO^2.
	5,37	O.
15e jour :	11,30	O.
	0	O.

Deux cultures de *B. prodigiosus* nous ont donné :

1er Tube :

2e jour :	5,67	CO^2.
	10,40	O.
4e jour :	15,08	CO^2.
	0	O.

2e Tube :

2e jour :	4,17	CO^2.
	13,22	O.

Cette première série d'expériences démontre donc d'une façon très nette, que les bactéries absorbent l'oxygène de l'air et dégagent de l'anhydride carbonique.

Le phénomène s'accentue si la température s'élève; il se ralentit si la température s'abaisse.

Au bout de 6 heures d'expérience, à la température de 24°, le phénomène est déjà très net avec le B. de Kiel.

1re *Expérience* :	CO^2 :	3,73
	O :	15,35
2e *Expérience* :	CO^2 :	3,25
	O :	15,97
3e *Expérience* :	CO^2 :	4,70
	O :	9,25
4e *Expérience* :	CO^2 :	5,25
	O :	7,07

En poursuivant les analyses à des périodes plus avancées, on obtient les chiffres suivants :

1re *Expérience :*

Au bout de 2 heures :	CO^2 =	0,23
	O =	19,02

Digitized by Google

Au bout de 7 heures : $CO^2 = 0,89$, $O = 14,76$

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 3,008$, $O = 5,26$

Au bout de 48 heures : $CO^2 = 4,99$, $O = 0$

2e *Expérience :*

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 10,88$, $O = 1,25$

Au bout de 48 heures : $CO^2 = 11,81$, $O = 0$

3e *Expérience :*

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 9,31$, $O = 0,76$

Au bout de 48 heures : $CO^2 = 9,70$, $O = 0$

4e *Expérience :*

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 9,89$, $O = 0$

5e *Expérience :*

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 10,57$, $O = 0$

A la température de 32°, l'absorption de l'oxygène est encore plus rapide et le dégagement de CO^2 plus intense.

1re *Expérience :*

Au bout de 6 heures : $CO^2 = 3,73$, $O = 16,65$

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 10,52$, $O = 0$

2e *Expérience :*

Au bout de 6 heures : $CO^2 = 3,25$, $O = 15,97$

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 12,98$, $O = 0$

3e *Expérience :*

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 12,59$, $O = 0$

4e *Expérience :*

Au bout de 30 heures : $CO^2 = 14,25$, $O = 0$

Digitized by Google

Au contraire, si la température s'abaisse, l'intensité des échanges gazeux est moindre; à 14°, nous obtenons les chiffres suivants :

1re Expérience :

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 2,44$, $O = 17,31$

Au bout de 4 jours : $CO^2 = 5,001$, $O = 1,003$

2e Expérience :

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 3,48$, $O = 15,11$

Au bout de 4 jours : $CO^2 = 7,66$, $O = 0,63$

3e Expérience :

Le 4e jour : $CO^2 = 5.59$, $O = 1,65$

L'âge de la culture influe aussi sur l'intensité des phénomènes respiratoires.

Tandis qu'il faut 30 heures à une culture jeune de *B. de Kiel* pour absorber tout l'oxygène de l'air, il faut 5 jours à une culture de 27 jours pour que cette absorption soit complète.

Il faut 9 à 10 jours, à une culture jeune de *Sarcine jaune* (à la température de 16°), pour que tout l'oxygène de l'air soit absorbé, tandis qu'il faut 1 mois à une culture âgée de 3 mois, pour que l'absorption soit complète.

Mesure du quotient respiratoire

Si l'on mesure le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$, on trouve que ce rapport est toujours plus petit que 1, c'est-à-dire que tout l'oxygène absorbé par les bactéries n'est pas rejeté immédiatement sous forme d'acide carbonique par la respiration ; une partie de cet oxygène est utilisé à des oxydations diverses qui ne donnent pas d'anhydride carbonique.

Mais ce quotient respiratoire, tout en étant toujours plus petit que 1, *est variable d'une culture à l'autre*, comme nous avons pu nous en convaincre par un grand nombre d'expériences faites avec le B. de Kiel.

Digitized by Google

	CO^2 OBSERVÉ	O OBSERVÉ	O ABSORBÉ	QUOT. RESP.
1re Expérience.	4,66	14,74	5,76	0,80
2e »	11,44	7,21	14,29	0,86
3e »	3,34	16,70	3,80	0,87
4e »	2,44	17,31	3,19	0,76
5e »	4,69	14,32	6,18	0,75
6e »	4,30	12,40	8,10	0,53
7e »	10,88	1,25	19,25	0,56
8e »	3,48	15,11	5,39	0,64
9e »	5,25	9,13	11,37	0,46
10e »	2,47	15,55	4,95	0,49
11e »	3,73	15,35	5,15	0,72
12e »	3,25	15,97	4,53	0,71
13e »	4,70	9,29	11,25	0,41
14e »	5,75	7,07	13,43	0,41
15e »	9,32	0,76	19,74	0,43

La *Sarcine jaune* nous a fourni des résultats identiques. Le quotient respiratoire s'est montré égal à 0,39 — 0,64 — 0,54.

Le *B. prodigiosus* nous a donné 0,56 et 0,57, mais, tout en étant variable d'une culture à l'autre, le quotient respiratoire semble rester constant pour une même culture en voie de développement, tant qu'il reste de l'oxygène libre ; c'est-à-dire qu'il y a proportionnalité constante pour une même culture entre l'oxygène absorbé et l'acide carbonique dégagé.

Ainsi, avec le *B. de Kiel*, nous obtenons les chiffres suivants :

1re Expérience (le chiffre d'oxygène est le chiffre observé) :

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 4,69$, $O = 14,32$ QR = 0,7

Au bout de 48 heures : $CO^2 = 15,14$, $O = 20,50$ QR = 0,7

2e Expérience :

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 3,34$, $O = 16,70$ QR = 0,8

Au bout de 48 heures : $CO^2 = 15,56$, $O = 8,85$ QR = 0,8

Digitized by Google

3e Expérience :

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 11,44$, $O = 7,21$ QR = 0,8

Au bout de 48 heures : $CO^2 = 18,40$, $O = 0$ QR = 0,8

4e Expérience :

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 4,30$, $O = 12,40$ QR = 0,5

Au bout de 48 heures : $CO^2 = 8,70$, $O = 3,05$ QR = 0,5

5e Expérience :

Au bout de 24 heures : $CO^2 = 5,25$, $O = 9,13$ QR = 0,4

Au bout de 48 heures : $CO^2 = 8,63$, $O = 0,81$ QR = 0,4

Mêmes résultats avec la *Sarcine jaune* :

1re Expérience :

7e jour : $CO^2 = 4,21$, $O = 13,93$ QR = 0,6

15e jour : $CO^2 = 13,87$, $O = 0$ QR = 0,6

2e Expérience :

7e jour : $CO^2 = 3,69$, $O = 13,67$ QR = 0,5

15e jour : $CO^2 = 11,30$, $O = 0,$ QR = 0,5

La *lumière a une influence retardante* manifeste sur l'intensité des phénomènes respiratoires.

Voici à ce sujet des expériences effectuées avec le *B. de Kiel* sur une culture jeune et sur une culture âgée de 22 jours, exposées alternativement à la lumière et à l'obscurité, à la température du laboratoire, c'est à-dire vers 15 ou 16°. A la lumière du jour, ces cultures ont été ensoleillées environ pendant 2 heures chaque jour.

Les cultures exposées à la lumière sont rouge-noir, les cultures à l'obscurité, roses ; sur les parois des tubes exposés à la lumière, on remarque une abondante condensation de vapeur d'eau, que l'on n'observe pas sur ceux exposés à l'obscurité.

Comme on le voit par le tableau ci-contre, le dégagement de CO^2 est beaucoup plus marqué à l'obscurité qu'à la lumière pour une

Digitized by Google

même culture ; l'absorption de l'oxygène est plus intense à l'obscurité. De plus, le quotient respiratoire est plus élevé à l'obscurité.

	Dégag^t de CO^2 au bout de 24 heures	Dégag^t de CO^2 au bout de 48 heures	Oxygène absorbé en 24 heures	Oxygène absorbé en 48 heures	Quotient respiratoire
		LUMIÈRE			
Culture âgée de 22 jours	2,78	4,68	14.18	20,50	0,19
Culture jeune	2,26	3,78	3,63	5,31	0,62
		OBSCURITÉ			
Culture de 22 jours	7,70	7,73	Il en reste des traces	20,50	0,37
Culture jeune	6.75	10 51	9,08	14,09	0.75

L'influence *retardante* de la *lumière électrique* est aussi nette. Chez deux cultures exposées à la lumière électrique de deux lampes de 16 bougies, nous obtenons, au bout de 24 heures, à 24° :

1er tube : $CO^2 = 6,54$
$O = 0$

2e tube : $CO^2 = 6,09$
$O = 0$

tandis qu'à l'obscurité avec des cultures faites avec la même culture mère, les chiffres sont beaucoup plus élevés à 24°

1er tube : $CO^2 = 16,83$
$O = 0$

2e tube : $CO^2 = 17,67$
$O = 0$

La lumière du jour, ainsi que la lumière électrique, diminuent donc l'intensité des phénomènes respiratoires.

Les *anesthésiques* (chloroforme, éther) diminuent aussi l'intensité des phénomènes respiratoires.

Voici 6 cultures de B. de Kiel, faite avec la même culture mère : le 22 novembre quatre de ces cultures sont soumises à l'action du chloroforme, en introduisant quelques gouttes de ce liquide au-dessus de la colonne mercurielle.

Les résultats de l'analyse nous montrent, le 25 novembre, des différences très nettes :

Digitized by Google

1re Expérience (sans chloroforme) :

$CO^2 = 15,34$

$O = 0$

2e Expérience (sans chloroforme) :

$CO^2 = 15,40$

$O = 0$

3e Expérience (au bout de 24 heures de chloroforme) :

$CO^2 = 0,76$

$O = 18,36$

4e Expérience (au bout de 24 heures de chloroforme) :

$CO^2 = 1,50$

$O = 16,50$

5e Expérience (après 48 heures de chloroforme) :

CO^2 traces

$O = 16,75$

6e Expérience (après 48 heures de chloroforme) :

CO^2 traces

$O = 18,18$

Toutes ces cultures sont largement aérées le 25 novembre, et soumises pendant un quart d'heure à l'action d'une température de 38°. Remises en expérience sur la cuve à mercure le même jour, et les analyses refaites le 28 novembre, nous trouvons les chiffres suivants :

1re Expérience (sans chloroforme) :

$CO^2 = 16,70$

$O = 0$

2e Expérience (sans chloroforme) .

$CO^2 = 17,17$

$O = 0$

3e Expérience (le chloroforme ayant agi pendant 24 heures) :

CO^2 traces

$O = 17,27$

4e Expérience (le chloroforme ayant agi pendant 24 heures) :

CO^2 traces

$O = 16,86$

5e Expérience (le chloroforme ayant agi pendant 48 heures) .

CO^2 traces

$O = 17,27$

Digitized by Google

6e Expérience (le chloroforme ayant agi pendant 48 heures) :

CO^2 traces
O = 16,86

Le chloroforme diminue donc d'une façon manifeste, l'intensité des échanges gazeux, et son action se poursuit encore pendant trois jours après sa disparition de l'atmosphère interne du tube.

Cette action du chloroforme est persistante car, en ensemençant sur la gélose neuve des bacilles ayant été soumis au chloroforme pendant 24 heures seulement, nous obtenons de grandes différences en les comparant à des cultures non anesthésiées.

Ainsi nos cultures des expériences I et III, datant du 19 novembre (III ayant été soumis pendant 24 heures à l'action du chloroforme), réensemencées sur de la gélose neuve le 28 novembre, et examinées le 5 décembre, c'est-à-dire après 7 jours d'expérience, nous ont donné :

Culture témoin : $CO^2 = 13,74$
O = 0

Culture chloroformée : CO^2 = traces
O = 14,16

La différence est même encore sensible après 15 jours, le chloroforme ayant agi seulement pendant 24 heures.

Avec l'éther les résultats sont analogues mais son action paraît moins marquée.

Ainsi avec le chloroforme nous obtenons les chiffres suivants en oxygène après 24 heures :

1re Expérience	:	18,56
2e	—	17,27
3e	—	16,86
4e	—	18,63

et avec l'éther :

1re Expérience	:	12,82
2e	—	8,92
3e	—	8,93

alors que dans les tubes témoins il ne reste plus trace d'oxygène, et que l'acide carbonique atteint 16 et 17 °/o, il n'y a que des traces d'acide carbonique dans ces tubes.

Digitized by Google

Objections a ces expériences.

Il résulte de nos analyses que les bactéries, en respirant dans une atmosphère confinée, absorbent l'oxygène libre de l'air et dégagent de l'anhydride carbonique. Mais, *a priori*, il semble que les gaz dissous dans le milieu nutritif, peuvent être une cause d'erreur. D'autre part, les résultats énoncés sont ceux des analyses en oxygène et acide carbonique, tels que nous les donne la lecture du tube gradué de l'appareil de MM. Bonnier et Mangin. Or, il faudrait toujours *ramener les volumes à 79 d'azote*, en supposant que ce gaz n'a pas varié.

Si nous ramenons tous les volumes à 79 d'azote, nous obtenons des chiffres différents des précédents de quelques dixièmes, mais le sens des variations reste le même. En voici la preuve pour deux analyses notées précédemment.

1re Analyse :		Vol. ramenés à 79 d'Az.	
CO^2 =	3,34	CO^2 =	3,29
O =	16 70	O =	16,49
Az =	79,96	Az =	79
	100.00		98.78
	QR = 0,87		QR = 0,82

2e Analyse :		Vol. ramenés à 79 d'Az.	
CO^2 =	15,56	CO^2 =	15,05
O =	2,80	O =	2,71
Az =	81,64	Az =	79
	100,00		96,76
	QR = 0,87		QR = 0,86

Les chiffres obtenus diffèrent donc peu. quand on ramène les volumes à 79 d'Az. ; le chiffre du quotient respiratoire reste le même pour les dixièmes, mais on remarque de suite, en faisant cette opération, *qu'il y a une diminution effective du volume de la masse gazeuse*. Et c'est en effet ce que l'on observe dans toutes les expériences. Les colonnes mercurielles qui sont primitivement dans nos tubes d'environ 70 millimètres de hauteur, s'élèvent peu à peu à mesure que la culture respire, et nous avons remarqué bien

Digitized by Google

souvent qu'à la fin des expériences cette colonne atteint 85 et même 90 millimètres.

Pour répondre à la première objection, celle des *gaz dissous* dans la gélose, nous avons expérimenté avec des cultures faites sur couches *minces* et couches *épaisses*.

Voici une série de tubes dans lesquels le poids de gélose a été déterminé, ainsi que le volume d'air initial :

Tube A.	Poids de la gélose :	7 gr. 895.	Volume d'air :	7 cc. 560.
— B.	—	3 gr. 970.	—	10 cc. 120.
— C.	—	1 gr. 862.	—	12 cc. 088.
— D.	—	1 gr. 125.	—	13 cc. 410.
— E.	—	0 gr. 925.	—	14 cc. 705.
— F.	—	0 gr. 920.	—	14 cc. 690.
— G.	—	0 gr. 675.	—	13 cc. 565.
— H.	—	0 gr. 515.	—	11 cc. 120.

Ces tubes sont ensemencés le 9 octobre et les analyses effectuées le 10 octobre, le 11 octobre et le 7 novembre.

Voici les chiffres obtenus :

	10 Octobre	11 Octobre	7 Novembre
Tube A	CO^2 = 4,66 O = 14,74	CO^2 = 14,38 O = 0	CO^2 = 14,62
Tube B	CO^2 = 4,69 O = 14,32	CO^2 = 15,14 O = 0	CO^2 = 15,53
Tube C	CO^2 = 1,17 O = 19,81	CO^2 = 5,67 O = 13,33	CO^2 = 18,91
Tube D	CO^2 = 2,47 O = 15,55	CO^2 = 10,05 O = 8,85	CO^2 = 19,95
Tube E	CO^2 = 3,34 O = 16,70	CO^2 = 15,56 O = 2,80	CO^2 = 20,83
Tube F	CO^2 = 2,68 O = 17,80	CO^2 = 15,90 O = 2,72	CO^2 = 20,92
Tube G	CO^2 = 1,21 O = 19,65	CO^2 = 4,82 O = 15,63	CO^2 = 20,47
Tube H	CO^2 = 11,44 O = 7,21	CO^2 = 18,40 O = 0	CO^2 = 19,83

Les tubes A et B possèdent une couche épaisse de gélose, C et D

Digitized by Google

une couche demi-épaisse, E, F, G, H, une couche très mince et transparente.

Si nous rangeons les tubes par ordre de poids de gélose décroissants, nous obtenons la série :

1) A B C D E F G H.

Par volumes d'air croissants

2) A B H C D G F E

et par volumes d'acide carbonique dégagés croissants :

3) A B C H D G E F.

On remarque la correspondance presque parfaite des séries 2 et 3.

Donc, les volumes d'acide carbonique sont en raison directe des volumes d'air, c'est-à-dire des volumes d'oxygène qu'ils contiennent. Cette série d'expériences prouve donc, d'une façon très nette, que dans l'évaluation des volumes de CO^2, la quantité de gélose n'influe pas, mais bien le volume d'air initial d'où il résulte que les gaz dissous dans la gélose n'influent pas sensiblement sur le phénomène.

(A suivre).

Digitized by Google

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES CYANOPHYCÉES

par A. GUILLIERMOND (*Fin*)

(Planches 9; 10 et 11; 12 et 13).

C. — Rivulariées

Nous avons observé quatre espèces de Rivulariées : *Rivularia bullata*, *R. nitida*, *Calothrix pulvinata* et *C. crustacea*. Notre étude a porté spécialement sur *R. bullata*.

Cette espèce a l'aspect d'une petite boule attachée à un substratum par une de ses faces et formée de trichomes qui s'irradient à partir du point de support. Toute la partie périphérique renferme des trichomes jeunes en voie de croissance et ceux-ci sont terminés chacun par des *poils*, sortes de filaments étroits et allongés, formés de cellules en voie de dégénérescence. La partie basale de la petite boule est occupée surtout par des filaments âgés souvent à l'état de repos et même en voie de dégénérescence.

Les cellules jeunes de la périphérie présentent une structure analogue à celle de *Phormidium favosum* (Pl. 10-11, fig. 78 à 82). A mesure que l'on descend vers le point du support, on assiste à une réduction progressive du réticulum chromatique aux dépens de la couche corticale et à une vacuolisation de cette dernière. Le réticulum se contracte, prend en se resserrant la forme d'une bande étroite (Pl. 10-11, fig. 83 à 89) traversant la cellule suivant son grand axe; puis il se transforme en un filament plus ou moins spiralé, longeant la cellule soit à son milieu, soit sur un de ses côtés et rappelant le « *Centralfaden* » de Hieronymus (Pl. 10-11, fig. 88 à 92). Nous avons dit que cet auteur a décrit sous ce nom, dans certaines Cyanophycées, un filament spiralé, qu'il homologue à un noyau : cette structure

Digitized by Google

correspond sans doute à ces figures de réduction du corps central. En même temps que s'effectuent ces modifications du corps central, de petites vacuoles formées dans le cytoplasme se fusionnent pour constituer de grosses vacuoles qui arrivent à occuper la plus grande partie de la cellule. Finalement le réticulum chromatique se condense en un granule d'aspect généralement sphérique et homogène, parfois légèrement spongieux, situé sur un côté de la cellule, accolé à la membrane, dans une mince zone de cytoplasme pariétal; tout le reste de la cellule est occupé par une énorme vacuole (Pl. 12-13, fig. 96 à 103). A ce stade, il n'existe plus de corps central : on a donc une structure très voisine de celles des autres végétaux, notamment des Champignons, et le granule chromatique, résultant de la condensation du réseau chromatique, due à sa dégénérescence, ressemble à un véritable noyau. Dans les filaments parvenus à ce stade, la division cellulaire paraît s'être arrêtée complètement. Cependant, les filaments âgés à réticulum en voie de condensation semblent susceptibles de subir encore quelques divisions : dans certains cas, en effet, on observe des cellules allongées avec un réticulum à l'état d'un filament axial renflé à ses deux extrémités, ou avec deux petites masses nucléiformes, terminées chacune à leur côté opposé par une sorte de queue; puis à côté, on remarque des cellules très courtes à un seul granule chromatique. Cela laisse penser que les granules chromatiques proviennent de la division du filament axial des cellules allongées, par un procédé amitotique (Pl. 10-11, fig. 91 à 96).

La vacuolisation de la couche corticale des cellules aux dépens du corps central et la condensation de ce dernier montrent clairement, avec ce que nous avons observé dans les autres espèces, que la couche corticale représente bien le cytoplasme de la cellule et non un chromatophore.

Les corpuscules métachromatiques se rencontrent en grande abondance dans *R. bullata*. Dans les cellules très jeunes, ils sont très nombreux et à l'état d'une poussière de petites granulations (Pl. 12, fig. 107 à 109) : ils diminuent de nombre, mais augmentent de dimension et prennent l'aspect de gros sphérules dans les cellules plus âgées (Pl. 12-13, fig. 109 et 110). Dans les cellules en voie de dégénérescence de la base de l'Algue, ils diminuent beaucoup de nombre et souvent même disparaissent complètement (Pl. 12-13,

Digitized by Google

fig. 111 à 115). Lorsque les cellules renferment encore un réticulum condensé à l'état de filament axial, les corpuscules métachromatiques sont encore assez abondants et placés dans l'intérieur du filament ; quand le réticulum se condense en une petite boule nucléiforme, les corpuscules metachromatiques ont généralement complètement disparu, cependant, on en rencontre encore parfois quelques-uns, soit autour de la masse chromatique, soit au sein de cette masse.. On observe même, dans quelques cas d'ailleurs rares, des cellules formées d'une grosse vacuole et d'une masse nucléiforme résultant de la condensation du réticulum chromatique, où les corpuscules métachromatiques persistent à côté de cette masse nucléaire, à l'état d'énormes globules (Pl. 12-13, fig. 116 et 117). Nous avons décrit des faits de même ordre dans la dégénérescence des Champignons (levures, moisissures). Dans ces organismes, les corpuscules métachromatiques disparaissent complètement lors de la dégénérescence ; cependant, dans quelques cas, ils subsistent très gros et assez nombreux.

Dans les hétérocystes, on constate une vacuolisation du cytoplasme et une dégénérescence progressive du corps central : le réticulum se condense en une ou plusieurs petites boules, puis celles-ci se résorbent ; la cellule est uniquement constituée alors par une énorme vacuole renfermant un liquide qui se colore d'une manière diffuse (Pl. 12-13, fig. 104 et 106).

Une dégénérescence analogue du corps central s'observe dans les poils de trichomes (Pl. 12-13, fig. 105).

En général, il n'existe de corpuscules métachromatiques ni dans les poils des trichomes, ni dans les hétérocystes.

Les autres Rivulariées (*Calothrix pulvinata*, *Calothrix crustacea* (Thuret) et *Rivularia nitida* (Agardh), que nous avons examinées, présentent les mêmes particularités comme le montrent les figures 119 à 121 de la planche 12-13.

D. — Nostocées

Nous avons observé plusieurs espèces de Nostocées, récoltées dans les environs de Lyon ; malheureusement, nous les avons fixées sans connaître leur nom, et, une fois fixées, elles n'ont pas pu être déterminées d'une manière précise par M. Gomont, à qui nous les avions envoyées. L'une de ces espèces est très vraisemblablement le

Digitized by Google

Nostoc commune, l'autre paraît se rapporter au *Nostoc verrucosum*; trois autres n'ont pas été déterminées.

Le *N. commune* (?) présente, comme les autres Cyanophycées, une couche corticale de cytoplasme et un corps central occupé par un réticulum chromatique, mais ici le réticulum est d'ordinaire très condensé et très resserré; il apparaît souvent sous forme d'une grosse masse plus ou moins homogène, sans qu'on distingue nettement la trame du réseau, ce qui donne au corps central l'aspect d'un véritable noyau, surtout étant donné la petite dimension des cellules. Cela explique peut-être que Dangeard (19) ait décrit dans une Chroococcée, le *Merismopedia convoluta*, un véritable noyau : cette espèce offre probablement les mêmes particularités que les Nostocées. Dans les cellules très jeunes, le corps central est assez gros (Pl. 12-13, fig. 122 et 123), mais il diminue très vite de dimension et, la plupart du temps, il occupe un volume beaucoup moins considérable que dans les autres représentants des Cyanophycées. Tantôt le réseau affecte dans son ensemble l'aspect d'une masse sphérique, tantôt il présente un contour étoilé (Pl. 12-13, fig. 122 à 153).

La division cellulaire s'effectue de la manière suivante : la cellule destinée à se partager s'allonge en même temps que le corps central, puis celui-ci s'étrangle à son milieu, prend la forme d'un haltère et se coupe en deux masses chromatiques, au moment où les rudiments latéraux de la cloison transversale se soudent; ainsi se constituent les deux cellules filles. La division du corps central s'opère donc de la même manière que dans les autres Cyanophycées, mais, par suite de la faible dimension des cellules, il n'est pas possible d'observer exactement ce qui se produit dans le réticulum, au cours de cette division qui, par son ensemble, ressemble à une amitose (Pl. 12-13, fig. 124, 125, 126, 129, 130, 131, 135, 141 et 146).

Dans les cellules âgées, on observe une condensation progressive du réticulum chromatique : on voit apparaître une grosse vacuole qui occupe la plus grande partie de la cellule de sorte que le réticulum très condensé se trouve refoulé à la périphérie, s'applique contre la vacuole, dessinant une sorte de croissant, puis finit par se transformer comme dans *R. bullata*, en une petite masse, nucléi-

Digitized by Google

forme (Pl. 12-13, fig. 128, 127, 129, 134, 135, 138, 139, 140, 142, 143, 146, 149, 153).

Les autres espèces, que nous avons examinées, présentent absolument les mêmes caractères (Pl. 12-13, fig. 154 à 165). Dans l'une cependant, on observe un corps central avec un réticulum beaucoup plus net (Pl. 13, fig. 161 à 165.

Les corpuscules métachromatiques s'observent en grande abondance dans toutes ces espèces (Pl. 10, fig. 151 à 153), de même les « *Cyanophycinkörper* » qui semblent particulièrement fréquents dans les Nostocées : ils apparaissent sous forme de petites boules sphériques disposées dans la couche corticale autour du corps central (Pl. 12-13, fig. 150).

Les hétérocystes présentent les mêmes particularités que dans les Rivulariées.

II. INTERPRÉTATION DES FAITS ET CONCLUSIONS

Il est nécessaire, après cette description des quelques espèces que nous avons étudiées, de revenir sur l'interprétation de leur structure. Il y a lieu de considérer surtout : 1° la couche corticale ; 2° le corps central ; 3° l'origine des corpuscules métachromatiques.

A. La couche corticale

La couche corticale, comme nous l'avons vu au cours de cet exposé, ne peut pas être considérée comme un chromatophore, contrairement à l'opinion si énergiquement défendue par A. Fischer. Les faits que nous avons observés dans le développement de certaines espèces (*Phormidium favosum*, *Scytonema cincinnatum*, Rivulariées, Nostocées) sont en contradiction avec l'opinion de cet auteur, et montrent que la couche corticale représente le cytoplasme de la cellule. Un chromatophore est un organe défini, ayant généralement une forme spéciale, constitué de cytoplasme homogène ou légèrement spongieux. Or on ne remarque rien de tout cela dans la couche corticale des Cyanophycées. Celle-ci est, en effet, d'abord formée d'un cytoplasme plus ou moins homogène,

Digitized by Google

qui se creuse plus tard de petites vacuoles ; dans les cellules très âgées, ces vacuoles augmentent de volume et se fusionnent pour constituer de grosses vacuoles. A ce moment deux cas peuvent se produire. Dans le premier (Nostocées et surtout Rivulariées), le corps central diminue de volume et souvent même se condense en une petite masse nucléiforme au milieu de la cellule qui est alors occupée presque tout entière par les vacuoles formées aux dépens du cytoplasme. Dans le second cas, le réticulum chromatique se dissémine à travers les minces travées cytoplasmiques limitant les vacuoles, et il n'y a plus alors aucune distinction en corps central et couche corticale ; c'est ce qu'on observe par exemple dans *Scytonema cincinnatum*. La couche corticale subit donc l'évolution du cytoplasme des cellules ordinaires : elle se vacuolise à mesure que la cellule vieillit : de plus, il n'y a de limite précise entre la couche corticale et le corps central que dans les cellules jeunes, en voie de croissance ; les cellules âgées ne présentent plus à proprement parler, ni couche corticale, ni corps central, mais, ou bien un cytoplasme vacuolisé au milieu duquel se trouve une petite masse chromatique nucléiforme ou bien un cytoplasme vacuolisé avec noyau diffus à travers toute la cellule.

Fischer a été amené à considérer la couche corticale comme un chromatophore surtout parce qu'il refuse au corps central toute signification nucléaire : dès lors, si le corps central n'est autre chose que du cytoplasme, il est naturel de penser que la couche corticale si distincte du corps central (au moins dans les cellules jeunes) représente un chromatophore, d'autant plus qu'elle est la seule partie de la cellule qui renferme le pigment bleu.

Fischer a pu, en outre, mettre en évidence une mince zone de cytoplasme recouvrant à l'extérieur ce soi-disant chromatophore. Enfin, il a réussi à isoler la couche corticale du corps central par l'action de l'acide fluorhydrique ou de l'acide salicylique. Il constate que cette couche corticale, qui, isolée du corps central, présente la forme d'un cylindre creux ou d'une tabatière, n'offre pas la structure du cytoplasme, mais se montre généralement homogène comme un chromatophore. Toutes ces raisons ont déterminé Fischer à assimiler cette partie de la cellule à un chromatophore.

Il est facile de lui objecter d'abord que le corps central représente, comme nous le verrons plus loin, l'équivalent d'un noyau

Digitized by Google

et que par suite la couche corticale constitue vraisemblablement le cytoplasme de la cellule; la zone de cytoplasme décrite par Fischer à l'extérieur du chromatophore paraît correspondre à la zone ectoplasmique que nous avons signalée dans *P. favosum*. En outre, nous venons de le voir, la couche corticale se comporte comme du cytoplasme : elle n'est homogène et nettement distincte du corps central que dans les cellules jeunes. Le fait de l'isolement de la couche corticale et du corps central, obtenu à l'aide de réactifs chimiques, ne nous paraît pas avoir l'importance que lui attribue cet auteur. Il est naturel que le corps central, qui paraît formé d'une substance hyaline et d'un réticulum chromatique, puisse être isolée du cytoplasme très dense qui l'enveloppe dans les jeunes cellules.

La couche corticale représente donc, selon nous, le cytoplasme de la cellule des Cyanophycées, cytoplasme dans lequel se trouve le pigment bleu. Il est très vraisemblable, d'après ce que nous avons observé, que ce pigment est à l'état de dissolution dans le cytoplasme et non, comme l'ont pensé certains auteurs (Kohl et Wager), à l'état de granules ou cyanoplastes ; nous n'avons en effet jamais observé aucune apparence granuleuse dans la couche corticale.

B. Le corps central

Le corps central paraît constitué, du moins dans les filaments jeunes et en voie de croissance, d'un hyaloplasme et d'un réticulum chromatique. Ce dernier montre des granulations chromatiques réunies par une substance fondamentale achromatique : il ressemble tout à fait à un réseau chromatique de noyau. Lors de la division cellulaire, les cordons longitudinaux du réseau paraissent subir une certaine orientation, devenir plus ou moins parallèles les uns aux autres, sans toutefois que leurs anastomoses latérales disparaissent ; puis, il se produit un étranglement dans la partie médiane du réseau, lequel s'accentue et détermine le partage du réseau primitif en deux réseaux fils qui en se reconstituant présentent des stades rappelant assez des dispirèmes. Le corps central se divise donc, lors du cloisonnement cellulaire, comme un noyau, par une sorte d'amitose rappelant par quelques caractères la mitose. Dans les cellules âgées, le réseau chromatique se condense

Digitized by Google

souvent en une masse sphérique, ressemblant beaucoup à un véritable noyau. En réalité, il existe dans les Cyanophycées une structure tout à fait spéciale : on n'observe pas de véritable noyau, mais, par contre, on rencontre un organe particulier, un réticulum chromatique, qui, par l'ensemble de ses caractères, semble jouer le rôle d'un noyau.

a) *Le réseau chromatique est-il l'équivalent d'un noyau?* Ce réticulum est il vraiment l'équivalent d'un noyau? Nous l'avons vu, certains auteurs, entre autres Bütschli, Nadson, Hegler, Kohl, Wager, Olive, n'hésitent pas à l'admettre, mais d'autres se montrent nettement réfractaires à cette opinion : tels sont surtout Zacharias, Massart et Fischer. Zacharias s'appuie pour nier l'existence du noyau sur le fait que les granulations du réseau ne montrent pas les caractères microchimiques de la chromatine. Mais Zacharias, comme d'ailleurs Bütschli, prend les corpuscules métachromatiques pour les granulations chromatiques, et il n'a pas différencié les véritables grains de chromatine du réseau, lesquels sont beaucoup plus difficiles à mettre en évidence. Dès lors, son objection tombe.

Massart ne voit dans le corps central aucun des caractères d'un noyau ; il ne constate pas de réseau, mais une masse confuse, plus ou moins granuleuse, sans limite déterminée avec la couche corticale et qui ne présente pas de figures caractéristiques lors de la division cellulaire ; le corps central représente donc, pour lui, seulement une agglomération, au milieu de la cellule, de produits de réserve. Toutefois, les méthodes employées par Massart pour la différenciation du corps central ne sont pas exemptes de critiques : toutes ses observations proviennent de l'examen de cellules colorées à l'état vivant par le bleu de méthylène. Aussi, rien d'étonnant à ce qu'il n'ait pas obtenu les figures du réseau chromatique que seule une technique plus perfectionnée permet de mettre en évidence. Son opinion serait très probablement autre s'il avait procédé différemment.

Quant à Fischer, il arrive aux mêmes conclusions que Massart, tout en reconnaissant cependant que le corps central offre des ressemblances avec un noyau et se divise, en certains cas, par un procédé qui rappelle d'une manière frappante une mitose (kohlhydratemitose), mais il se refuse à admettre la nature nucléaire du

Digitized by Google

corps central. « J'admets, dit Fischer, que la nucléine existe dans les Cyanophycées, mais elle n'est pas localisée dans un organe particulier et elle se trouve finement distribuée dans le cytoplasme. C'est ce dernier qu'on doit regarder dans les Cyanophycées comme représentant les qualités héréditaires. Car on ne voudrait pas être assez paradoxal pour attribuer cette fonction à ces mitoses d'hydrate de carbone qui n'ont qu'une ressemblance superficielle avec les vraies karyiokinèses. » Le corps central, en effet, pour Fischer comme pour Massart, représente une agglomération de produits de réserves au centre de la cellule. Ceux-ci sont à l'état de réseau (réseau chromatique des auteurs), ou sous forme de granulations correspondant aux grains rouges de Bütschli (corpuscules métachromatiques); tous ces produits ne sont que des états particuliers d'une même substance qu'il désigne sous le nom d'*anabénine*. Il considère l'anabénine, par ses réactions microchimiques, comme un hydrate de carbone provenant d'une transformation du glycogène élaboré par le chromatophore. Mais ce n'est là qu'une hypothèse qui ne nous paraît guère justifiée. Il nous suffira d'ailleurs de faire remarquer que, selon Arthur Meyer, une partie des corps pris par Fischer pour des hydrates de carbone (grains de volutine ou corpuscules métachromatiques) sont des matières albuminoïdes et probablement des combinaisons d'acide nucléique, pour montrer combien les conclusions de Fischer sont douteuses et comme on doit se méfier des résultats apportés par la microchimie encore trop imparfaite.

Le principal argument sur lequel s'appuie Fischer pour nier la signification nucléaire du corps central est le fait que ce dernier n'est pas attaqué par la trypsine. Plusieurs auteurs, entre autres, Kohl et Wager, avaient constaté que le corps central résistait à l'action de la pepsine et était digéré par la trypsine, ce qui leur permettait de considérer le corps central comme constitué de nucléine et de l'assimiler à un noyau. Fischer a répété cette expérience et a fait les mêmes constatations, mais il est arrivé à une interprétation très différente : pour lui la trypsine serait sans effet et c'est une enzyme sécrétée par la cellule des Cyanophycées qui provoquerait l'autolyse du corps central, dans les essais de digestion par la trypsine. En effet, en plaçant quelques filaments de Cyanophycées dans un bocal renfermant de l'eau distillée et en

Digitized by Google

la maintenant pendant quelques jours à l'étuve, toutes les précautions d'asepsie étant prises, il obtient une disparition complète du corps central, comme après l'action de la trypsine. Il en conclut que les Cyanophycées renferment une enzyme qu'il désigne sous le nom d' « *anabénase* », laquelle, dans certaines conditions, telles que l'inanition dans l'eau distillée, hydroliserait l'anabénine et provoquerait ainsi l'autolyse du corps central. Dans les essais de digestion par la trypsine, c'est l'anabénase qui agirait, et non la trypsine, et si le corps central semble résister à la pepsine, il faut en rechercher la cause dans la présence de l'acide chlorhydrique qui annihile l'action de l'anabénase ; c'est ce qui semble résulter de certaines expériences de Fischer.

Selon nous, ces arguments n'ont que peu d'importance en présence de ceux que nous avons invoqués. Le réseau chromatique présente, en effet, une trop grande ressemblance avec un noyau pour être considéré comme une agglomération de produits de réserve. D'autre part, on n'a jamais observé de matières de réserves constituant un réseau aussi net et se divisant d'une manière aussi caractéristique lors du partage cellulaire, tandis que l'on connaît des exemples de noyaux réduits à l'état de réticulum, comme nous allons le montrer. On peut expliquer les phénomènes observés par Fischer, soit par l'action d'une diastase protéolytique sécrétée par les Cyanophycées et qui agirait sur le noyau dans les cellules soumises à l'inanition, ou mieux encore par une simple dégénérescence du corps central, analogue à celles que nous avons décrites pour les cellules âgées de Rivulariées. Un Champignon ou une cellule quelconque placés dans l'eau distillée pendant quelques temps se comporteraient peut-être de même et manifesteraient des phénomènes de dégénérescences nucléaires.

En somme, si l'on a pu jusqu'ici hésiter à considérer le réseau chromatique comme un organe équivalent au noyau, aujourd'hui, grâce à nos connaissances plus approfondies sur la cytologie des Protistes, cette hésitation ne nous paraît plus possible.

b) *Ce que nous apprend la Zoologie.* — En effet, de récentes observations ont fait connaître une organisation analogue à celle des Cyanophycées, chez un certain nombre de Protozoaires. Nous ne ferons que résumer très succinctement ces connaissances nouvelles, qui ont été exposées avec détails dans une intéressante revue

Digitized by Google

de M. Mesnil à laquelle nous renvoyons le lecteur (20). R. Hertwig a remarqué que, dans l'*Actinosphærium eichhorni*, le noyau peut entrer en rapport avec le cytoplasme, en expulsant dans ce dernier une partie de sa chromatine sous forme de granulations colorables : dans certains cas même (jeûne, surnutrition), il a observé la transformation de noyaux entiers en granulations disséminées dans le cytoplasme. Il désigne les granulations d'origine nucléaire sous le nom de *chromidies*, et le système formé par leur ensemble dans le cytoplasme, sous le nom d'*appareil chromidial* ou *chromidium*. S'appuyant sur ces faits, Hertwig a émis l'opinion que, dans certains organismes inférieurs, où il ne semble pas exister de véritable noyau, celui-ci pourrait bien être remplacé au moins à certains stades par un appareil chromidial ; tel serait, par exemple, le cas des Bactéries. Quelques observations semblent donner raison à cette théorie. C'est ainsi que Schaudinn a observé, dans un certain nombre d'Amibes testacées, en dehors du noyau végétatif, un réticulum chromatique, c'est-à-dire un appareil chromidial, jouant le rôle de noyau reproducteur (fig. 2). Lorsque la vie végétative de la cellule a pris fin, on voit, en effet, naître de ce réseau des noyaux définis susceptibles de se diviser par karyokinèse. Des faits analogues ont été signalés dans les Flagellés et chez les Amibes nues. D'autre part, dans les Coccidies, on sait qu'au moment de la formation des microgamètes, le noyau, au lieu de se diviser en autant de noyaux qu'il se formera de microgamètes, subit une sorte de dislocation. Les fragments qui résultent de ce phénomène, après être restés quelque temps disséminés dans tout le cytoplasme, se portent à la périphérie de la cellule et reconstituent de nombreux noyaux destinés à chacun des microgamètes. Le noyau primitif se transforme donc en un véritable appareil chromidial aux dépens duquel se constituent les noyaux des microgamètes.

Fig. 2. — Amibe testacée. N, noyau végétatif ; C, noyau reproducteur (d'après un schéma de Goldschmidt emprunté à Schaudinn).

Des observations plus récentes ont confirmé la théorie d'Hertwig. Caullery et Mesnil (21) ont signalé dans un Infusoire, *Fœttingeria actinarium*, l'existence d'une sorte de réseau chromidial paraissant

Digitized by Google

remplacer le noyau. Dans certaines cellules de cet organisme, le noyau est un réseau très ramifié et réparti dans toute la cytoplasme ; mais dans d'autres, il se montre constitué de gros cordons dans lesquels on remarque des nucléoles ; aussi Caullery et Mesnil considèrent-ils ce réseau plutôt comme un noyau très amiboïde que comme un véritable réseau chromidial (fig. 3).

Fig. 3. — *Fœttingeria actinarium* (d'après Caullery et Mesnil).

Un exemple beaucoup plus caractéristique et très rapproché de celui des Cyanophycées nous a été offert tout dernièrement, grâce aux recherches de Gonder (**21**). Cet auteur a observé dans des Infusoires parasites de Céphalopodes, *Opalinopsis sepiolæ* et *Chromidinia elegans*, un véritable appareil chromidial remplaçant le noyau ; le chromidium est représenté, tantôt par un réseau dont les parties se rejoignent, tantôt par un réseau disloqué en un nombre plus ou moins grand de fragments. Lors de la multiplication cellulaire, le réseau se trouve divisé passivement en deux par la constriction du corps sans avoir éprouvé le moindre changement et sans présenter par conséquent aucune figure mitotique (fig. 4, D, E).

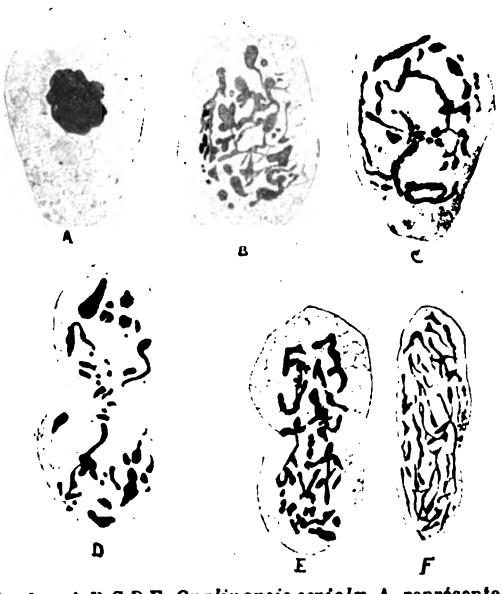


Fig. 4. — A-B-C-D-E, *Opalinopsis sepiolæ*. A, représente une forme jeune où le réseau est condensé en forme de noyau ; F, *Chromidinia elegans* (d'après Gonder).

Cette structure ressemble d'une manière frappante à celle que nous

Digitized by Google

avons décrite dans les cellules âgées de *Scytonema cincinnatum* (Comparez les figures 66 à 77 des planches 10-11 et la figure 4 du texte).

A la suite de ces notions nouvelles apportées par la Zoologie, il ne semble plus permis de douter de la nature nucléaire du réseau chromatique des Cyanophycées, qui doit être assimilé à un réseau chromidial. Il n'est pas admissible, en effet, de considérer ce réseau comme formé de produits de réserves ; on est donc obligé, ou bien de supposer l'absence complète du noyau et de voir dans ce réseau un organe spécial, de signification inconnue et qui ne se rencontre dans aucun organisme autre que les Cyanophycées, ou bien d'admettre que le réseau est l'équivalent d'un noyau. Or la seconde opinion est la seule qui soit vraisemblable.

En somme les Cyanophycées, n'ont pas un véritable noyau ; le corps central, à l'encontre de l'opinion d'Olive, n'est jamais limité par une membrane et ne peut pas être défini comme un noyau. Ce n'est pas non plus un noyau très amiboïde, comme en ont observé Caullery et Mesnil dans *Fœttingeria actinarium*. Il représente un noyau réduit à l'état de réseau chromidial. Cet appareil chromidial est toutefois plus différencié que la plupart de ceux qui ont été décrits jusqu'ici : il n'est pas formé de granulations éparses dans le cytoplasme, ni de filaments discontinus, comme dans *Opalinopsis sepiolæ*, d'après Gonder ; c'est en réalité, *un noyau sans membrane*. Peut-être cette organisation trouve-t-elle sa raison d'être dans ce fait que les Cyanophycées sont presque continuellement en voie de cloisonnement et l'on pourrait la rapprocher de certaines particularités de la formation des cloisons transversales que nous avons eu l'occasion de signaler au début de cet article.

C. Grains de sécrétion

Parmi les grains de sécrétion des Cyanophycées, les corpuscules métachromatiques présentent un intérêt particulier par suite de leur origine. En effet, une des conclusions importantes, qui résultent de nos observations, est l'origine nucléaire de ces granulations. Dans nos précédentes études sur les Levures et les Ascomycètes, nous avions constaté que les corpuscules métachromatiques naissent presque toujours au voisinage du noyau et que ce dernier pourrait avoir un rôle dans leur élaboration, mais nous n'avions pu

Digitized by Google

ni préciser, ni affirmer ce rôle. Le fait que, dans les Cyanophycées, les corpuscules métachromatiques se forment aux dépens du réseau chromatique semble indiquer que le noyau joue (1) également un rôle important dans la sécrétion de ces mêmes corps chez les autres organismes.

Il faut rapprocher nos observations de celles de Matruchot et Molliard (23) qui ont signalé, dans le *Stichococcus bacillaris*, des corpuscules métachromatiques d'origine nettement nucléaires, résultant d'une sorte de chromatolyse, et de celles de Conte et Vaney (24) qui ont montré que le noyau participait directement à la sécrétion des corpuscules métachromatiques dans un Protozoaire, l'*Opalina intestinalis*. Chez cet organisme, le noyau laisserait échapper dans le cytoplasme un certain nombre de ses grains de chromatine, qui, en se combinant au cytoplasme, constitueraient les corpuscules métachromatiques.

Ces résultats sont importants, car bien qu'on ait souvent attribué au noyau un rôle prépondérant dans la sécrétion, on ne connaît jusqu'ici que peu de faits qui permettent de préciser ce rôle.

D. Conclusions

Il résulte donc de nos observations qu'il existe dans la cellule des Cyanophycées :

1° Une *couche corticale de cytoplasme* renfermant le pigment bleu, probablement à l'état de dissolution, et laquelle, à l'encontre de l'opinion de Fischer, ne constitue pas un chromatophore;

2° Un *corps central* constitué d'un réticulum qui doit être considéré comme un véritable réseau chromatique et être assimilé à ce que les zoologistes ont décrit récemment chez certains Protozoaires sous le nom d'*appareil chromidial*;

3° Des grains de sécrétions de nature diverses. Les uns sont localisés dans le corps central, ce sont : 1° des *corpuscules métachromatiques*, ayant les mêmes caractères que ceux des Champignons et dont l'origine semble nettement nucléaire; 2° des *corps*

(1) R. Maire a signalé tout récemment la présence de corpuscules métachromatiques dans l'intérieur du noyau de quelques espèces d'Ascomycètes, ce qui lui fait admettre sans hésitation l'action directe du noyau dans la sécrétion de ces corps. (Maire, *Annales mycologici*, 1905).

Digitized by Google

nucléoliformes de A. Meyer. Les autres sont situés dans le cytoplasme cortical et correspondent aux « *Cyanophycinkörper* » de certains auteurs.

En terminant, nous tenons à exprimer toute notre reconnaissance à M. le professeur Matruchot, qui a bien voulu, comme toujours, nous aider de ses conseils au cours de nos recherches.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Bütschli. — Ueber den Bau der Bakterien und verwandter organismen. Leiptig, 1890. — Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig, 1896. — Notiz über Tei lungszustände des Zentralkörpers bei einer Nostocacee. Verhandlg d. naturh. med. Vereins Heidelberg. Bd. VI. 1898-1901. — Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Archiv. f. Protistenkunde. Bd. I, 1902.

2. Hieronymus. — Ueber die Organisation der Phycochromaceenzelle. Bot. Ztg. 1893.

3. Nadson. — Ueber den Bau des Cyanophyceen—Protoplastes. Petersburg, 1895. Scripta botan. horti. Petropol. IV.

4. Hegler. — Untersuchungen über die organisation der Phycochromaceenzelle. Pringsh Jahrb, für wiss. Bot., Bd. XXXVI-1901.

5. Kohl. — Ueber die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle. Gustav Fischer. Iena. 1903.

6. Wager. — The Cell structure of the Cyanophyceæ. Proc. Roy. Soc. 1903.

7. Philips. — A comparative Study of the Cytology and Movements of the Cyanophyceae. Trans. and proceeding of the botan. Soc. of Pennsylvania. 1904.

8. W. Olive. — Mitotic division of the nuclei of the Cyanophyceæ. Beih. Bot. Centralblatt. 1904.

9. Palla.— Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen—Protoplasts (Jahrbuch für wissenschaftliche Botan. Bd. XXV, 1893.

10. Zacharias. — Ueber die Zellen der Cyanophyceen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 7° Jahrg. 1889. Ueber die Zellen der

Digitized by Google

Cyanophyceen. Bot. Ztg. 1890. N° 1-5. — Ueber die Zellen der Cyanophyceen. Bot. Ztg. N° 38, 1892. — Ueber die Zellen der Cyanophyceen, Bot. Ztg. Bd. XI. 1893. — Ueber die Cyanophyceen. Abhandlungen aus dem Gebiete der naturwissenschaften, 1900.

11. Maccallum. — On the distribution of assimilated iron compounds other than Hœmoglobin and Hœmatins in animal and vegetable cells. Quarterly Journ. of Microscop. Science vol. XXXVIII.

12. Massart.— Sur le protoplasme des Schizophytes. Mémoires couronnés par l'Ac. Royale de Belgique. T. 61. Bruxelles, 1901.

13. Arthur Meyer. — Orientirende Untersuchungen über Verbreitung Morphologie and Chemie des Volutins. Botanische Zeitung. 1904.

14. Alfred Fischer.— Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Iena. 1897. — Die Zelle der Cyanophyceen. Botanische Zeitung. Erste Abteilung. 1905.

15. A. Guilliermond. — Recherches sur la germination des spores des levures. Revue générale de Botanique, 1905. — Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes. Revue générale de Botanique, 1903.

16. Gomont. — Monographie des Oscillariées. Annales des Sciences naturelles. Botanique, 1892.

17. A. Guilliermond. — Recherches cytologiques sur les levures. Storck, éditeur, Lyon, 1902. Résumé dans la Rev. générale de botanique, 1903. — Contribution à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes. Annales mycologici. 1903. — Les corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. Bulletin de l'Institut Pasteur, 1906.

18. J. Beauverie et A. Guilliermond. — Notes préliminaires sur les globoïdes et certains corps des graines présentant quelques-unes des propriétés des corpuscules métachromatiques. C. R. Ac. des Sciences, 1906.

19. Dangeard. — Les noyaux d'une Cyanophycée. Le Botaniste. Série III. 1892.

20. Mesnil. — Chromidies et questions connexes. Bull. de l'Institut Pasteur, 1905.

21. Caullery et Mesnil. — Sur la structure nucléaire d'un Infusoire parasite des Actinies. C. R. Soc. de Biologie, 1903.

22. Richard Gonder. — Beiträge zur Kenntniss der Kernver-

Digitized by Google

háltnisse bei den in Cephalopoden schnarotzende Infusorien. Archiv f. Protistenk. T. V. 1905.

23. Matruchot et Molliard. Variation de structure d'une Algue verte sous l'influence du milieu nutritif. Rev. générale de Botanique, 1902.

24. Conte et Vaney. — Sur des émissions nucléaires observées chez des Protozoaires. C. R. Ac. des Sciences, 1903.

EXPLICATIONS DES PLANCHES

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire de Zeiss à l'aide de l'objectif apochromatique à immersion homogène 2 mm. apert 130 de Zeiss et de l'oculaire compensateur 6 de Zeiss, sauf la figure 9, faite avec l'oculaire 8 et la figure 10 avec l'oculaire 8. Toutes ces figures représentent des coupes à la paraffine.

Planche 9

Phormidium favosum.

Fig. 1 à 11. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichomes jeunes avec divisions du corps central. Dans quelques figures, on aperçoit des corps nucléoliformes dans le corps central et des « *cyanophycinkörper* » dans le cytoplasme cortical. La figure 7 montre la formation des cloisons transversales destinées à la division cellulaire. Dans la figure 9, on distingue, sur la partie externe de la couche corticale, une zone ectoplasmique.

Fig. 12, 13, 14 et 16. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique). Trichomes âgés : le corps central se condense et la couche cytoplasmique se vacuolise.

Fig. 15. — (Flemming, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichomes jeunes avec division du corps central.

Fig. 17 à 28. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Coupes transversales.

Fig. 29 et 30. — (Pérenyi, safranine, lichtgrün). Trichomes avec divisions du réseau chromidial.

Fig. 31. — (Pérenyi, safranine, lichtgrün). Trichome âgé. Condensation du réseau chromidial et vacuolisation du cytoplasme.

Fig. 32 à 36. — (Bouin, hémalun). Trichomes jeunes en voie de cloisonnement. Les corpuscules métachromatiques se distinguent en rouge vineux dans le corps central.

Fig. 39 à 41. — (Bouin, hémalun). Coupes transversales.

Fig. 42. — (Bouin, hémalun). Trichome plus âgé.

Fig. 37 à 47. — (Lehnossèk, hémalun). Trichomes avec des « cyanophycinkörper ». Dans les figures 44 et 42, quelques-uns de ces grains de sécrétions sont dans le noyau.

Digitized by Google

Fig. 48. — (Bouin, bleu Unna). Trichomes très jeunes avec de nombreux et très petits corpuscules métachromatiques.

Fig 49. — (Bouin, bleu Unna). Trichome un peu plus âgé.

Fig. 50 et 51. — (Lehnossèk, bleu Unna). Trichomes jeunes avec des corps nucléoliformes de A. Meyer.

PLANCHE 10 et 11

Fig. 51 à 55. — *Calothrix pulvinata* (Pérenyi, hématoxyline ferrique. Lichtgrün). Trichomes jeunes avec division du réseau chromidial.

Fig. 56 et 57. — *Microcoleus chthonoplastes*. (Bouin, hématoxyline ferrique. lichtgrün).

Fig. 58. — *Microcoleus chthonoplastes* (Bouin, hémalun). Sur la couche pariétale, on aperçoit des « Cyanophycinkörper ».

Fig. 59. — Petite Oscillaire (Tellyesnicky, hématoxyline ferrique, lichtgrün).

Scytonema cincinnatum (Fig. 60 à 77)

Fig. 60, 62 et 63. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichomes jeunes avec divisions du réseau chromidial. La plupart des trichomes sont entourés de leur gaîne mucilagineuse.

Fig. 61. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique. lichtgrün). Coupe transversale d'un trichome jeune.

Fig. 64. — (Tellyesnicky, hémalun). Coupe transversale d'un trichome jeune. Corpuscules métachromatiques.

Fig. 65. — (Tellyesnicky, hémalun). Trichome jeune. Corpuscules métachromatiques et un corps nucléoliforme.

Fig. 66 à 75 (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichomes âgés Le réseau chromidial se dissémine à travers toute la cellule et le cytoplasme se vacuolise.

Fig. 70 et 71. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Coupes transversales de trichomes âgés.

Fig. 76. — (Tellyesnicky, bleu Unna). Trichome âgé. Quelques corpuscules méta-chromatiques.

Fig. 77. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichome en dégénérescence.

Rivularia bullata (Fig. 78 à 95)

Fig. 78 à 88. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichomes jeunes; divisions du réseau chromidial.

Fig. 83 à 89. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique). Début de la condensation du réseau chromidial.

Fig. 91 à 95. — (Bouin, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichomes âgés. Condensation du réseau chromidial en filament spiralé et vacuolisation progressive du cytoplasme.

Digitized by Google

PLANCHE 12 ET 13

Rivularia bullata (Fig. 96 à 117).

Fig. 96 à 103. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichomes âgés. La cellule est très vacuolisée et le réseau chromidial condensé à l'état d'une petite masse nucléiforme.

Fig. 104. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichome très âgé terminé par un hétérocyste.

Fig. 106. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Hétérocyste.

Fig. 105. — (Pérenyi, hématoxyline, lichtgrün). Fragment de poil de trichome.

Fig. 107 à 110. — (Bouin, hémalun). Trichomes jeunes. Corpuscules métachromatiques.

Fig. 111 à 117. — (Bouin, bleu Unna). Trichomes âgés. Condensation du réseau chromidial et disparition des corpuscules métachromatiques, sauf dans les figures 116 et 117 où ils subsistent à l'état de gros globules.

Rivularia nitida (Fig. 119 à 121)

Fig. 119 à 121. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Trichomes jeunes avec divisions du réseau chromidial. Les figures 120 et 121 renferment chacune un hétérocyste.

Nostoc commune (?) (Fig. 122 à 153)

Fig. 122 et 123. — (Bouin, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Cellules très jeunes.

Fig. 124, 125, 126, 129, 130, 131, 132, 141. 146. — (Bouin, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Cellules jeunes avec divisions du réseau chromidial. Dans les figures 135 et 146, le cytoplasme commence à se vacuoliser.

Fig. 127, 128, 129, 136 à 146. — (Bouin, hématoxyline, lichtgrün). Cellules âgées. Le cytoplasme se vacuolise et le réseau chromidial se condense progressivement.

Fig. 148. — (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Cellules jeunes entourées de leur gaîne mucilagineuse.

Fig. 150. — (Bouin, hémalun) « *Cyanophycinkörper* » dans la couche corticale.

Fig. 151 et 153. — (Bouin, hémalun). Corpuscules métachromatiques.

Fig. 157 et 159.— Nostoc verrucosum (?) (Bouin, hématoxyline ferrique, lichtgrün). Cellules jeunes avec divisions du réseau chromidial.

Fig. 155. — Espèce non déterminée de Nostoc (Bouin, hématoxyline ferrique, lichtgrün).

Fig. 154.— Petite espèce de Nostoc (Tellyesnicky) hématoxyline ferrique, lichtgrün).

Fig. 161 à 165. — Espèce non déterminée de Nostoc (Pérenyi, hématoxyline ferrique, lichtgrün).

Digitized by Google

RECHERCHES

SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES

ET

SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*Suite*).

Quinzième coupe. — La 15e coupe (fig. 80), nous montre les deux bases foliaires des segments *a* et *p*. Chacune d'elles se compose d'un faisceau médian (*am*, *pm*), et deux faisceaux latéraux *al*, *al'* dans la feuille antérieure ; *pl*, *pl'* dans la feuille postérieure.

Les faisceaux latéraux sont encore peu accentués, cependant à mesure que les coupes s'éloignent du sommet, leurs traces deviennent plus visibles et comprennent un nombre plus considérable de cellules.

Au centre les cellules médullaires montrent encore une disposition analogue à celle des coupes précédentes.

Vingt-deuxième coupe. — La 22e coupe passe par le niveau d'insertion du second verticille. Par suite d'une très légère obliquité du plan de section par rapport à l'axe de la tige, les deux feuilles ne sont pas à la même phase d'insertion : la feuille de gauche est coupée plus bas que la feuille de droite et la fusion des segments foliaires y est presque achevée, tandis qu'à droite, les segments sont encore distincts et séparés, parce que l'insertion foliaire n'est pas encore faite (fig. 81).

Cette légère différence entre les deux feuilles rend la figure plus instructive. J'ai conservé pour les feuilles les notations précédemment employées, c'est-à-dire que nous distinguerons une feuille antérieure (*a*) et une feuille postérieure (*p*), une feuille droite (*d*) et une feuille gauche (*g*). Les deux feuilles, antérieure et postérieure, sont celles du premier verticille, étudiées plus haut.

A droite, la base foliaire a encore sa forme particulière. On y reconnaît facilement un épiderme simple *é*, une écorce en partie

Digitized by Google

dédoublée *ce*, *ci* ; un méristème vasculaire *v*, dans lequel sont différenciés trois faisceaux *dl*, *dm*, *dl'*. La bande demi-circulaire de cellules par lesquelles elle se réunit à la partie centrale, en *z*, est formée de cellules corticales analogues à celles que nous avons rencontrées en *c'*, *c''*, fig. 79.

La feuille de gauche montre également trois faisceaux : un

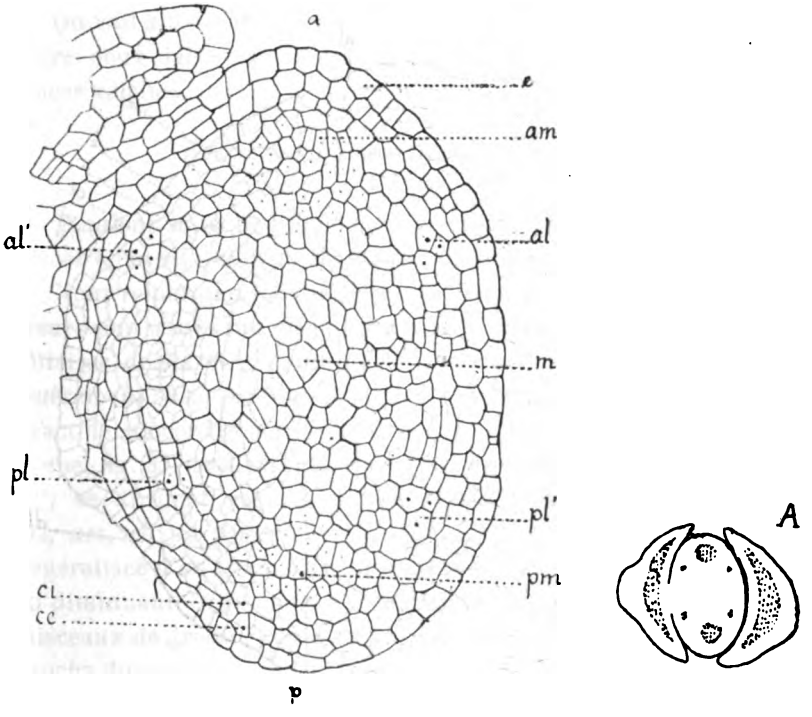


Fig. 80. — *Lonicera Caprifolium*. 15e coupe. *am*, faisceau médian, *al*, *al'*, faisceaux latéraux de la feuille antérieure; *pm*, *pl*, *pl'*, faisceaux de la feuille postérieure. Les autres lettres comme ci-dessus $\left(\frac{400}{1}\right)$.

médian, *gm*, et deux latéraux, *gl*, *gl'* ; mais ces faisceaux sont plus rapprochés du centre de la coupe que ceux de la feuille de droite. En outre, la disparition de la zone de soudure *z* indique que la coupe passe en cet endroit, au-dessous de l'aisselle foliaire.

La trace de la feuille antérieure du premier verticille comprend un faisceau médian *am* et deux latéraux *al*, *al'*. Le faisceau latéral *al'* est placé en face de l'intervalle qui sépare les deux faisceaux

Digitized by Google

foliaires *dl dm*. A mesure qu'on se rapproche du niveau exact de l'insertion, les faisceaux latéraux de la première trace (*al*) se rapprochent de ceux de la seconde (*dl*, *dm*), jusqu'à se trouver, à peu près, logés dans l'intervalle qui les sépare. Ce fait se voit bien du côté gauche, où le faisceau latéral *al'* de la première trace est placé presque sur le même cercle que les faisceaux *gm*, *gl* de la feuille.

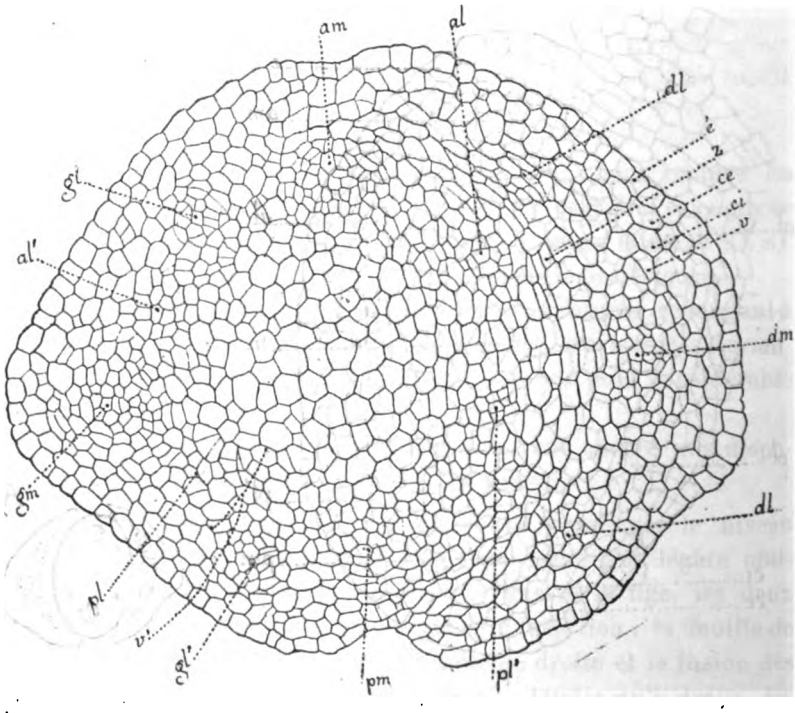


Fig. 81. — *Lonicera Caprifolium*. Rapports entre deux segments foliaires.
am, *al*, *al'*, faisceaux de la trace antérieure;
pm, *pl*, *pl'*, id. id. trace postérieure;
dm, *dl*, *dl'*, id. id. feuille de droite;
gm, *gl*, *gl'*, id. id. feuille de gauche;
v', épaississement de la bande de méristème vasculaire.

Les mêmes faits se répètent pour les faisceaux de la feuille postérieure (*pl*, *pm*, *pl'*).

A ce moment, si nous supposons achevée la réunion de la feuille de droite, la section montre douze faisceaux, correspondant

Digitized by Google

à quatre traces foliaires. Ces faisceaux sont placés en alternance régulière dans l'ordre suivant :

A P

am — *dl'* — al — *dm* — pl' — *dl* — pm — *gl'* — pl — *gm* — al' — *gl.*

D G

On voit ainsi que chaque faisceau médian d'une trace est placé entre deux faisceaux latéraux appartenant à chacune des deux traces voisines.

Raccordement des segments foliaires

Étudions d'un peu plus près la façon dont se raccordent les traces foliaires des deux segments successifs.

Nous remarquons d'abord que les faisceaux antérieurs et postérieurs sont situés sur une ellipse plus petite que celle des faisceaux foliaires droits et gauches. Cela tient à ce que la coupe passe légèrement au-dessus de l'insertion exacte, je veux dire du niveau exact de raccordement, dont il sera question plus loin. Dans la coupe, fig. 81, les faisceaux droits (*dl*, *dm*, *dl'*) et gauches (*gl*, *gm*, *gl'*) se dirigent vers la feuille. Ceux des feuilles antérieure (*al*, *am*, *al'*) et postérieure (*pl*, *pm*, *pl'*) sont dirigés suivant la génératrice d'un tronc de cône puisque le sommet de la plante va en diminuant de diamètre : ils s'écartent donc de plus en plus des faisceaux de droite et de gauche, à mesure que la coupe se rapproche du sommet.

Il en résulte en cet endroit un élargissement de la bande de méristème vasculaire, comme on peut le constater en *v'*.

Ce n'est que 12 coupes plus bas, c'est-à-dire tout près du troisième verticille que le raccordement est parfait (fig. 82). On voit alors que le faisceau latéral *al'* de la feuille antérieure est intercalé sur un même cercle entre le faisceau médian *gm* et le faisceau latéral *gl* de la trace de gauche ; de même, le faisceau latéral de la feuille postérieure *pl'* s'insère entre *gm* et *gl'*, mais à aucun moment on ne voit l'un de ces faisceaux se souder à l'autre. Parfois le rayon de méristème vasculaire qui les sépare n'a qu'une ou deux cellules d'épaisseur, mais malgré cette faible

Digitized by Google

distance, on n'observe jamais de lien méristématique entre deux faisceaux voisins.

On voit en outre que la différenciation du méristème vasculaire en faisceaux est moins marquée en *al'* et *pl* (fig. 81) que dans

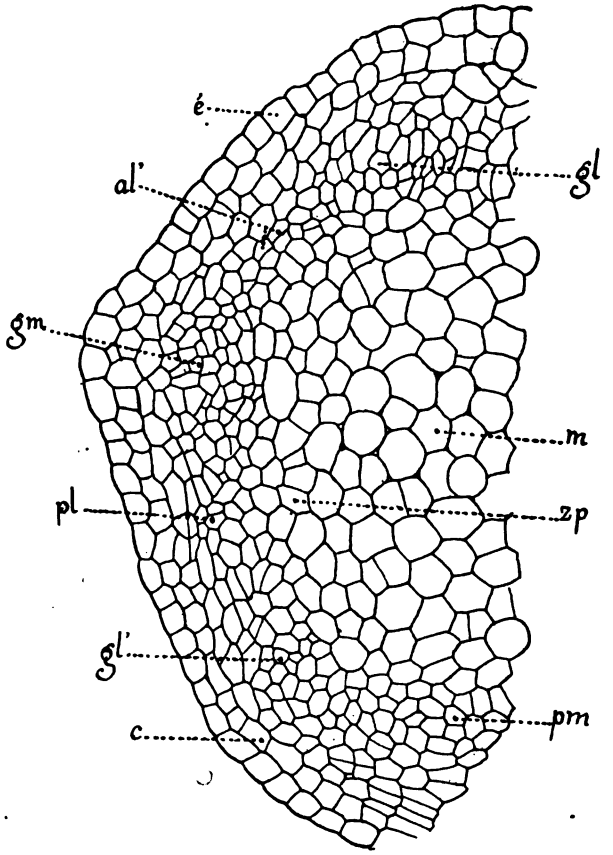


Fig. 82. — *Lonicera Caprifolium*. Structure primaire établie. *gm*, *gl*, *gl'*, faisceaux d'une trace foliaire, *al'*, *pl'*, *pm*, faisceaux des traces supérieures voisines intercalés entre les premiers; *zp*, zone périmédullaire; *m*, moelle.

les faisceaux *al* et *pl'* qui sont coupés à un niveau plus élevé, par suite de l'obliquité de la section transversale. Si la tige s'édifiait par ramification des faisceaux de bas en haut, c'est le contraire qui devrait avoir lieu.

Il en résulte qu'au-dessous du second nœud, la structure

Digitized by Google

primaire de la tige du Chèvrefeuille est établie dans ses caractères principaux, c'est-à-dire avec 12 faisceaux. Il ne s'y ajoutera dorénavant que les modifications produites par la jonction des segments foliaires superposés, comme nous l'avons vu en commençant.

Pour résumer l'ensemble de cette structure, on peut dire que la tige du Chèvrefeuille se constitue au sommet par l'entrecroisement des faisceaux des deux premières paires de segments foliaires : chaque segment se résolvant à sa base par trois faisceaux.

(A suivre).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

Structure générale du corps.

Valeur morphologique de la tige. — Plusieurs auteurs s'occupent de la valeur morphologique de la tige. Les hypothèses présentées sur ce sujet peuvent être groupées et résumées de la façon suivante :

1° La tige est considérée comme un organe ou un membre du corps *sui generis*, au même titre que la racine et la feuille. C'est l'opinion de Wolff (1759), Al. Braun, Van Tieghem.

2° La tige n'est pas un membre autonome, elle apparaît comme une dépendance des feuilles. Les bases des feuilles se prolongent au-delà de leur insertion apparente et forment par leur réunion un tout concrescent qui n'est autre que la tige. C'est la manière de voir de Goethe, developpée en 1841 par Gaudichaud sous le nom de *théorie des phytons*. Délaissée à la suite des travaux de Trécul et de Van Tieghem, cette théorie vient d'être reprise par Gaston Bonnier et étayée par lui sur de nouveaux faits anatomiques. Elle est soutenue également par Flot et d'autres observateurs. Les résultats des recherches récentes sur le développement de la feuille et sur les premiers stades de la germination peuvent être interprétés comme une confirmation de cette conception.

3° La tige est formée d'une portion centrale de nature axile et d'une portion périphérique de nature foliaire. Cette interprétation est présentée de deux façons différentes :

a) L'axe est cortiqué par la base des feuilles ; les feuilles sont décurrentes autour de l'axe primitif et lui forment un manchon. C'est la *théorie de la cortication* (Berindung) de Hofmeister, défendue actuellement par Celakovsky. Rapprocher des faits signalés l'intéressant mémoire de Van Tieghem sur l'élongation des nœuds, mémoire résumé plus loin à propos de la tige.

b) Les appendices foliacés primitifs (Urblätter) portés autrefois par l'axe primitif (Urcaulom) se sont transformés au cours de l'évolution du règne végétal et ont donné d'une part les feuilles actuelles, d'autre part la portion périphérique (Pericaulom) de la tige actuelle. C'est la *théorie du Pericaulom* (Pericaulomthéorie) proposée récemment par Potonié.

Digitized by Google

Gaston Bonnier (1) montre qu'à la fin de la période végétative, une branche de l'un quelconque des arbres de nos pays, lorsqu'elle porte des feuilles alternes et espacées, présente dans toute la longueur de son dernier entrenœud une symétrie vasculaire par rapport à un seul plan (Platane, Robinier, Châtaignier, Orme, Bouleau, Charme, etc.). Dans le Févier par exemple, le pétiole de la dernière feuille de la pousse annuelle est situé en apparence dans le prolongement du dernier entrenœud et celui-ci a la structure d'un pétiole. Dans le deuxième entrenœud, on peut reconnaître l'existence de deux plans de symétrie faisant entre eux un angle égal à l'angle de divergence des deux dernières feuilles. Ce n'est que dans l'entrenœud situé au-dessous du premier cycle de feuilles et dans les entrenœuds suivants que se trouve complètement réalisée la symétrie typique de la tige. La tige apparaît donc comme formée par l'ensemble concrescent des bases des feuilles prolongées. Bien plus, dans un même entrenœud, on peut trouver superposées la structure foliaire et la structure caulinaire. C'est ainsi que l'entrenœud terminal décrit ci-dessus, au bout d'une seconde année de végétation, présente, autour du bois de première année symétrique par rapport à un plan, un anneau ligneux de deuxième année symétrique par rapport à l'axe et correspondant à l'ensemble de toutes les bases prolongées des feuilles de la nouvelle pousse.

Dans la feuille jeune, on remarque un méristème cortical et un méristème vasculaire, ce dernier remplissant au début tout l'intérieur du limbe d'un tissu homogène (*Evonymus*, *Camellia*, *Laurus*, *Eucalyptus*, etc.). Les cloisonnements du méristème cortical sont perpendiculaires à la surface de la feuille. Ceux du méristème vasculaire s'effectuent dans une direction quelconque; les tissus des futures nervures s'organisent à l'intérieur de ce dernier méristème. Bientôt toute distinction d'origine pour les tissus palissadique et lacuneux disparaît. La différenciation des faisceaux est identique dans la feuille et dans la tige (Voir : passage de la racine à la tige). Une série de coupes transversales montre la jonction continue du péricycle, des rayons médullaires et de la moelle du pétiole avec les tissus similaires de la tige (par ex. : dans *Geranium sanguineum*). Il y a aussi continuité de l'endoderme spécial à chaque faisceau. Tout cet ensemble de faits semble justifier la théorie phytonaire.

Flot (2) établit de son côté, à l'aide de coupes longitudinales, l'existence, dans la feuille jeune, d'un méristème épidermique, d'un méristème cortical, d'un méristème vasculaire et d'une moelle, ainsi que la continuité parfaite, dès l'origine, entre les tissus homologues de la feuille, du bourgeon axillaire et de la tige. La différenciation primaire des

(1) Gaston Bonnier : *Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige* (C. R. Ac. Sc., t. 131, 1900).

(2) Flot : *Sur l'origine commune des tissus dans la tige et dans la feuille des Phanérogames* (C. R. Ac. Sc., t. 131, 1900)

Digitized by Google

tissus s'opère dans le bourgeon comme dans la feuille. L'ensemble formé par la feuille, son bourgeon axillaire et tous les tissus qui en dépendent jusqu'à l'axe de la tige, compose ce que l'auteur appelle un *segment foliaire*. Le sommet de la tige au-dessus de la première ébauche externe des feuilles est constitué uniquement par la juxtaposition de segments qui renferment en puissance chacun une feuille et son bourgeon axillaire. Flot considère donc la tige comme composée d'une suite de segments foliaires, chaque segment comprenant, soit en puissance, soit en développement, une feuille et un ou plusieurs bourgeons axillaires.

On sait par Schwendener que les jeunes mamelons foliaires sont souvent serrés les uns contre les autres au point de ne laisser voir aucune partie de la surface de la tige, au point même d'exercer l'un sur l'autre une pression capable de modifier leur position sur l'axe. Jost (1) déclare qu'à l'état adulte, la tige peut ainsi n'avoir aucune partie de sa surface visible ; dans ce cas la tige est cortiquée par la base des feuilles (Voir aussi Van Tieghem à propos de l'allongement des nœuds et Baranetzky (2).

Pour Tobler (3), on n'a pas démontré jusqu'à présent que les tissus de la tige tirent leur origine de la feuille. L'auteur n'admet pas l'hypothèse de la cortication. Chez *Elodea*, au sommet de la tige, les mamelons foliaires ont un contour très net et laissent voir entre eux la surface de la tige. D'autres plantes montrent également que l'écorce est, dès l'origine, un tissu caulinaire. La formation précoce de gaînes n'exclut pas l'existence de régions superficielles libres de la tige (Maïs). Les coussinets dits foliaires des Conifères sont d'origine corticale. Chez les Mousses et les Prêles, l'écorce est vraisemblablement de nature axile. Les ailes de *Cirsium* se développent sans aucune relation avec les feuilles et ne se raccordent à celles-ci que tardivement. Il en est de même pour *Genista sagittalis*.

Celakovsky (4) se demande si la tige est un membre primitivement indivis qui s'est par la suite articulé ou si elle est formée d'articles soudés ensemble. Il distingue tout d'abord trois modes d'articulation :

1° La feuille embrasse à son insertion toute la périphérie de la tige. L'entrenœud est ici un article à section transversale formant un cercle complet. L'auteur a désigné (1893) cet entrenœud sous le nom d'*holocyclique*. L'entrenœud, le nœud et la feuille qui lui sont superposés, constituent une unité morphologique qu'il nomme *Sprossglied*, ce que l'on peut traduire, à défaut du mot « article » employé dans un autre

(1) Jost : *Die Verschiebung seitliche Organe durch ihrer gegenseitigen Druck* (Bot. Ztg., 1899).

(2) Baranetzky : Ann. Sc. nat. Bot. 8e S., t. 3.

(3) Tobler : *Der Ursprung des peripherischen Stammgewebes* (Jahrb wiss. Bot., t. 37, 1901).

(4) Celakovsky : *Die Gliederung der Kaulome* (Bot. Ztg., 1901).

Digitized by Google

sens, par le mot *membre*. Chez les Monocotylédones, par exemple, le cotylédon et l'axe hypocotylé constituent le premier membre; l'axe hypocotylé en est l'article caulinaire holocyclique.

2° Les feuilles n'embrassent qu'une partie de la périphérie de la tige; elles sont disposées en hélice. Il est plus difficile de retrouver ici l'articulation. A chaque feuille doit correspondre un article caulinaire qui peut se manifester au dehors par le mode d'insertion de la feuille et la décurrence de celle-ci, mais qui intérieurement n'est pas distinct des voisins. Il y a autant d'articles caulinaires que de feuilles et ces articles sont dits *méricycliques*, parce qu'ils n'occupent, sur la coupe transversale de l'entrenœud, qu'une partie de la section.

3° Les feuilles sont verticillées. Ce cas se laisse facilement ramener au précédent.

Les articles de la tige sont donc soit holocycliques et alors ils sont superposés, soit méricycliques et juxtaposés en spire ou en verticille, suivant la disposition des feuilles.

Quelle est l'origine des articles holocycliques? La pousse peut être réduite à un unique membre, comme dans la fleur mâle de *Lemna* ou de *Zannichellia* formée d'une seule étamine sans trace d'axe. Dans les germinations des Monocotylédones, on voit la tige s'édifier d'une suite de générations de membres provenant l'un de l'autre; la tige est un sympode. Ailleurs, les membres nés l'un sur l'autre sont disposés en éventail ou en spire et donnent par leur ensemble une pousse feuillée; la tige est encore un sympode. L'auteur pense que la ramification latérale est une modification de la ramification terminale. La pousse latérale peut d'ailleurs prendre plus d'importance que la pousse terminale (Vigne et ses vrilles).

Les articles méricycliques dérivent des articles holocycliques. Le passage du protonéma des Mousses à la tige feuillée de ces plantes peut s'expliquer par la transformation du mode holocyclique en mode méricyclique. Chez les Mousses et les Cryptogames vasculaires, les articles primitifs de la tige sont très reconnaissables au moment où les feuilles se développent sur eux. Mais bientôt après, les limites disparaissent à la suite des divisions cellulaires. La tige de ces plantes est donc composée d'articles caulinaires aussi longtemps que les membres sont uni-cellulaires ou discernables; il en est évidemment de même quand la tige est développée. Les Phanérogames ont une constitution analogue. En somme, la tige méricyclique est une tige primitivement holocyclique dont la ramification s'est modifiée.

Des conclusions de l'auteur, retenons seulement les suivantes : On peut concevoir le développement des végétaux supérieurs à partir du sporogone des Mousses. Le sommet de la tige est à la fois de nature axile et de nature foliaire. La croissance de la tige et celle de la feuille sont liées l'une à l'autre. Entre l'individu-cellule et l'individu-pousse, il y a une grosse lacune; cette lacune est comblée par l'existence du membre.

Digitized by Google

Dans un second mémoire paru après le travail de Tobler, Celakovsky (1) critique les vues de ce dernier et se montre partisan de la cortication. Chez *Chara* la cortication est indiscutable. Chez les Muscinées, le point végétatif est, d'après Goebel, entièrement recouvert de mamelons foliaires, sans aucun intervalle qui puisse être considéré comme une surface libre de la tige. Parmi les Cryptogames vasculaires, *Equisetum* et *Selaginella* présentent une cortication extrêmement nette comme on peut en juger par les anciennes figures de Hofmeister et de Sachs. Les coussinets des Conifères sont formés par la base des feuilles ; chez les Abiétinées cependant, ils ont une origine mixte. Pour les Angiospermes, l'auteur examine *Casuarina*, *Salix*, *Fraxinus*, *Zea*, *Elodea*. Les prétendues surfaces libres de la tige entre l'insertion des feuilles ne sont que les *champs d'extension* (Entwickelungsfelder de Schwendener) des feuilles, champs destinés à disparaître plus tard. Il est inexact de croire que la feuille provient uniquement du mamelon primitivement apparu sur l'axe. En réalité, la jeune feuille est une région de prolifération cellulaire qui s'étend progressivement en surface de façon que la limite entre l'axe et la feuille change constamment. Entrenœud et feuille constituent une unité morphologique. Il est possible que l'on trouve des exemples de tiges incomplètement cortiquées par les feuilles, mais on n'en a encore signalé aucun cas, à en croire l'auteur.

Potonié (2) s'appuie sur des données paléontologiques. Le corps des plantes supérieures dérive d'un thalle dichotome analogue à celui des *Fucus*. Une différenciation s'est produite entre les deux branches de la dichotomie; la principale est devenue l'axe primitif (Urcaulom), l'autre une feuille primitive (Urblatt). C'est le type des *Sargassum* par exemple. Plus tard la portion basilaire de ces feuilles est devenue concrescente avec l'axe, de sorte que celui-ci est aujourd'hui entouré d'un tissu (Pericaulom) ayant la même origine que les feuilles. La tige des plantes supérieures est le résultat de cette concrescence de l'Urcaulom avec le Pericaulom

Westermaier (3) met au jour un manuscrit inédit de Nägeli datant de 1875 et dans lequel les cotylédons et l'axe hypocotylé des plantes vasculaires sont considérés comme étant de nature thallomienne. Westermaier pense que chez les Phanérogames, les deux cotylédons ne représentent pas les deux branches d'un thalle; la nature thallomienne

(1) Celakovsky : *Die Berindung des Stengels durch Blattbasen* (Flora, t. 90, 1902).

(2) Potonié : *Die Metamorphose der Pflanzen im Lichte paläontologischer Thatsachen*, Berlin (Dümmlers), 1898. — *Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie*, id., 1899. — *Die Pericaulomtheorie* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 20, 1902).

(3) Westermaier : *Ueber die ersten morphologischen Differenzirung am Phanerogamenkeimling. Vorausgeschicht ein Manuscript C. v. Nägeli's : Embryobildung bei den Gefässkryptogamen* (C. R. 4e Congrès sc. intern. des cath., Fribourg, Suisse, 1898).

Digitized by Google

de l'embryon cesse dès que celui-ci abandonne la forme en massue. Les cotylédons sont des phyllomes.

Passage de la racine à la tige. — Le passage de la racine à la tige est envisagé de façon nouvelle par plusieurs auteurs. On sait que dans la racine les éléments ligneux alternent avec les éléments libériens et se différencient dans l'ordre centripète, alors que dans la tige il y a superposition du liber au bois et formation centrifuge des vaisseaux. La région où s'effectue le raccord entre les deux structures est de ce chef la portion du corps la plus compliquée et elle est cependant une des premières à se différencier dans la plante jeune. Il y a là une sorte de contradiction sur laquelle les travaux récents semblent jeter un jour nouveau.

Dans la germination des graines d'*Anemone apennina*, HILDEBRAND (1) montre que le pétiole cotylédonnaire, qui phylogénétiquement est dû à la soudure de deux pétioles, possède dans sa partie inférieure une fonction et une structure de racine, au point que rien ne le distingue d'une vraie racine.

MONTEMARTINI (2) établit par l'examen de *Sinapis*, *Dianthus*, *Datura*, etc., que le passage de la racine à la tige se fait tout autrement qu'on ne le croit. Le bois primaire de la racine passe dans les cotylédons sans torsion et sans séparation. La transformation de la structure centripète en structure centrifuge résulte de ce fait qu'une partie des éléments conducteurs de la racine s'arrête à une hauteur variable dans l'axe hypocotylé et que l'autre partie se dissocie et subit un déplacement pour se continuer dans les éléments internes des formations centrifuges de la tige. Il n'y a pas toujours de relation entre les faisceaux ligneux primaires qui pénètrent dans les cotylédons et ceux qui vont aux feuilles; dans certains cas cette relation ne s'établit que par l'intermédiaire des tissus secondaires. A la suite d'une nouvelle étude portant sur d'autres plantes, Montemartini confirme ces résultats. Même dans les végétaux à racine plurifasciculée, il y a continuité parfaite entre les cordons vasculaires de la racine et ceux des cotylédons. L'auteur distingue trois modes d'entrée des cordons ligneux dans l'axe hypocotylé : 1° Tous les faisceaux ligneux de la racine se comportent de même et forment un nombre égal de cordons ligneux équivalents dans l'axe hypocotylé (Sycomore, Ricin, Caféier); 2° Les faisceaux bien que se comportant de même façon, ne forment pas des cordons équivalents en ce sens que les uns vont aux cotylédons, les autres à l'axe épicotylé (Haricot, Fève); 3° Les faisceaux de la racine se comportent différemment et sont destinés les uns aux cotylédons, les autres à l'axe épicotylé, d'autres aux deux (*Impatiens*, *Helianthus*, *Vicia*). Parfois,

(1) Hildebrand : *Die Keimung der Samen von Anemone apennina* (Ber. deutsch. bot. Ges., t XVII, 1899).

(2) Montemartini : *Contribuzione allo studio del passaggio dalla radice al fusto* (Atti Ist. bot. Pavia, 1899).

Digitized by Google

quelques-uns des faisceaux ligneux primaires de l'axe épicotylé sont tout à fait indépendants des cordons de la racine et des cotylédons.

Stercks (1) dit aussi, à propos des Renonculacées, qu'il ne saurait être question de torsion. Les tissus de la tige et de la racine ne sont pas en continuité ; il y a contact et non passage.

Gaston Bonnier (2) met en évidence un fait sur lequel l'attention n'avait pas été attirée jusqu'ici et concernant l'ordre de différencia-

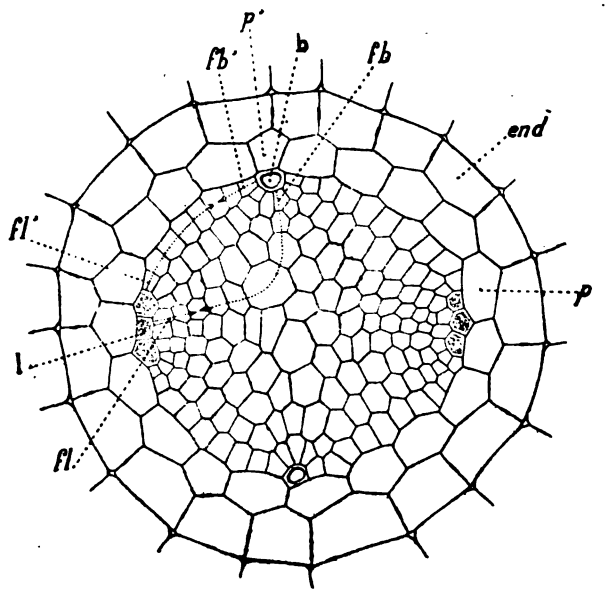


Fig. 13. — Coupe transversale du cylindre central d'une très jeune racine binaire (*Chenopodium polyspermum*), alors qu'il n'y a encore que quelques éléments différenciés du bois et du liber : *end*, endoderme; *p*, *p'*, péricycle; *b*, premier vaisseau du bois d'un faisceau ; *l*, premiers éléments libériens; *fb*, *fb'*, files de cellules se différenciant du bois vers le liber ; *fl*, *fl'*, files de cellules se différenciant du liber vers le bois (grossi 150 fois) [d'après G. Bonnier].

tion et la disposition relative des éléments conducteurs dans les trois membres de la plante. Cette différenciation s'opère à partir de points déterminés par l'apparition d'un premier vaisseau ou d'un premier tube criblé et que l'auteur nomme *pôles de différenciation*.

1° Dans la racine, les pôles se trouvent vers la périphérie du cylindre central et tous sensiblement sur une même circonférence. Autour d'eux

(1) Stercks : *Rech. anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacées* (Arch. Inst. bot. Univ., Liège, 1900).

(2) Gaston Bonnier : *Sur l'ordre de différenciation des éléments du cylindre central dans la racine et la tige* (C. R. Ac. Sc., t. 131, 1900). — *Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige* (C. R. Ac. Sc., t. 131, 1900).

Digitized by Google

les cellules sont disposées en files rayonnantes et de telle façon que les files partant d'un pôle, se continuent dans les files des deux pôles voisins. La marche des cloisonnements et de la différenciation correspond d'une façon générale à la formation de ces files de cellules. La différenciation n'est donc ni radiale, ni centripète comme on le dit. Dans un faisceau ligneux par exemple, on trouve des vaisseaux apparaissant successivement en ordre centripète, puis oblique et finalement même centrifuge (fig. 13).

2° La différenciation dans la tige n'est pas davantage radiale. Les

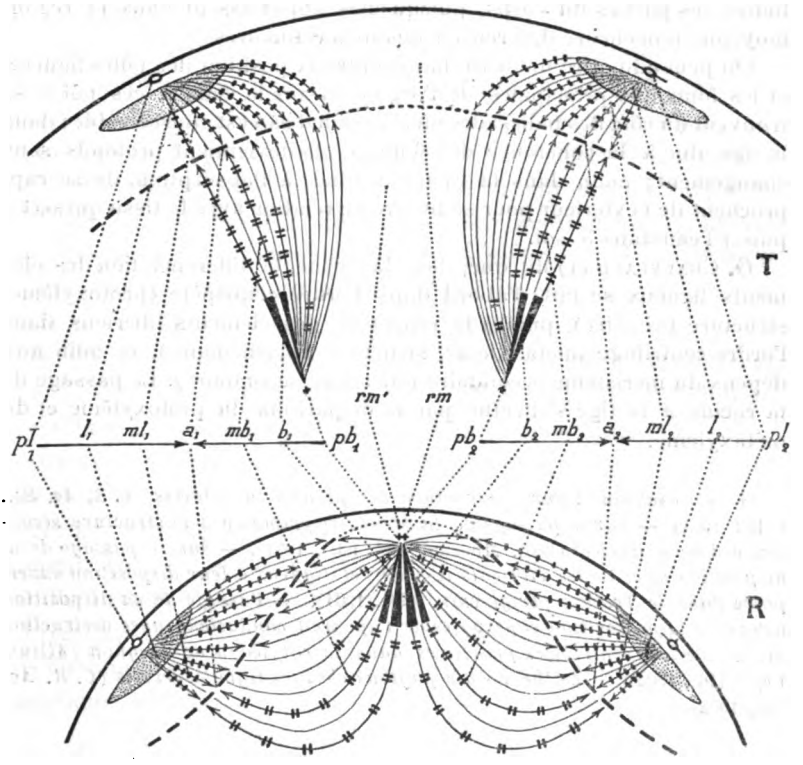


Fig. 14. — Schéma de comparaison du développement des tissus dans la tige T et dans la racine R : pl_1, pl_2, pôles libériens; l_1, l_2, liber primaire; ml_1, ml_2, métaphloème; a_1, a_2, assise où se rencontrent les doubles marches de différenciation indiquées par des flèches : mb_1, mb_2, métaxylème; b_1, b_2, bois primaire ; pb_1, pb_2, pôles ligneux ; rm, rm', rayons médullaires [d'après G. Bonnier].

files de cellules joignant les pôles libériens périphériques aux pôles ligneux profonds ici, forment par leur ensemble un fuseau sur les sections transversales. Ce fuseau n'est autre que le faisceau libéro-

Digitized by Google

ligneux défini par Van Tieghem. Les choses se passent de même dans la feuille.

Le passage de la tige à la racine s'effectue grâce à un déplacement des pôles ligneux, qui se dédoublent et abandonnent leur position profonde pour se porter vers la périphérie du cylindre central entre les pôles libériens. Les files cellulaires sont entraînées dans le mouvement (fig. 14), d'où déformation du faseau. Il résulte de ces faits que les régions qualifiées de rayons médullaires primaires ne sont pas homologues dans la tige et la racine et que par contre les formations secondaires, malgré les apparences, se produisent de façon identique dans toutes les parties du corps, puisqu'elles apparaissent dans la région moyenne non encore différenciée des files cellulaires.

On peut admettre une corrélation entre la position des pôles ligneux et les fonctions principales de l'organe. Dans la feuille, ces pôles se trouvent du côté des palissades où le besoin d'eau est considérable; dans la tige, due à la cohérence des feuilles, ils deviennent profonds sans changement; enfin dans la racine destinée à l'absorption, ils se rapprochent de l'extérieur pour se mettre en relation avec le tissu qui sert à puiser l'eau dans le sol.

G. Chauveaud (1) dit que, dans la racine, la différenciation des éléments ligneux se fait d'abord dans l'ordre centripète (protoxylème, structure primaire), puis à la rencontre des éléments libériens dans l'ordre centrifuge (métaxylème, structure intermédiaire), et enfin aux dépens du méristème secondaire (structure secondaire). Le passage de la racine à la tige s'effectue par la disparition du protoxylème et du métaxylème.

(1) G. Chauveaud : *Sur la structure des plantes vasculaires (C. R. Ac. Sc.*, t. 132, 1901). — *Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot* (Bull. Muséum hist. nat., 1901). — *Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à leur disposition superposée dans le Trocart (Triglochin)* (Id., 1901). — *Passage de la disposition alterne à la disposition superposée de l'appareil conducteur avec destruction des vaisseaux centripètes primaires dans le cotylédon de l'Oignon (Allium Cepa)* (Id., 1902). — *La théorie des phytons chez les Gymnospermes (C. R. Ac. Sc.*, 1902).

(*A suivre*). H. Ricôme.

470 — Lille, imp. La Bigot Frères. Le gérant, Ch. Tcal.

Digitized by Google

NOUVELLE CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE CHIMIQUE DE LA GERMINATION
DU *BORASSUS FLABELLIFORMIS* L.

par M. C.-L. GATIN

La graine du *Borassus flabelliformis* L. possède, comme toutes les graines de Palmiers, une réserve composée, en majeure partie, de mannocellulose, mais elle se distingue de ses congénères jusqu'ici étudiées par une particularité intéressante. J'ai montré (1), en effet, que lorsque ces graines germent, un extrait aqueux du cotylédon et de la partie ramollie de l'albumen, préalablement broyés ensemble, est riche en mannose libre; au contraire, on sait (2) qu'il avait été jusqu'ici impossible de déceler autre chose que du glucose dans toute graine à albumen corné en germination.

Il était intéressant de rechercher si ce mannose, formé aux dépens de la mannocellulose, passe tel quel dans le cotylédon ou bien s'il est complètement absent de ce dernier organe.

Des graines nombreuses, de provenances diverses (3), ont été semées en serre (4) et trente environ d'entre elles déterrées lorsque les germes ont dépassé 20cm de longueur. La graine, ouverte à ce moment, contient un cotylédon aplati qui n'a pas encore digéré tout l'albumen. A la partie la plus interne de celui-ci se trouve une région, d'épaisseur très variable suivant les individus, et qui, sous l'action des diastases du suçoir, s'est ramollie et présente une consistance pâteuse.

(1) C.-L. Gatin. *Contribution à l'Etude chimique de la germination du* Borassus flabelliformis *L.* (Bull. Soc. Bot. de France, T. 52. 1905, p. 558-561).

(2) H. Herissey. *Recherches chimiques et physiologiques sur la digestion des mannanes et des galactanes, par la séminase, chez les végétaux.* (Thèse, Paris, 1903).

(3) J'adresse mes sincères remerciments à MM. Morange, Directeur du Laboratoire d'Analyses et de Recherches agricoles de Saïgon. — Le Testu, Ingénieur-agronome à Quelimane (Afrique orientale portugaise). — Le Professeur Dr Treub, Directeur du Département de l'Agriculture de Java. — Willis, Directeur du Jardin Botanique Royal de Peradenyia, qui ont bien voulu me faire parvenir des graines de *Borassus flabelliformis*.

(4) Dans les serres de l'Ecole de Pharmacie de Paris.

Digitized by Google

De chaque germination, on a séparé avec soin :

1° La partie déjà ramollie de l'albumen ;

2° Le cotylédon, soigneusement débarrassé des fragments d'albumen mou qui y adhérent ;

3° La partie externe de la plantule (pétioles cotylédonaires et gemmules).

L'ensemble des portions de chaque nature a été ensuite réuni et étudié.

1° *Albumen ramolli.* — L'albumen mou retiré des graines a été broyé dans l'alcool, puis pressé. Le résidu, séché, a encore été épuisé par de l'eau à 55°C. dans une allonge. Cette seconde liqueur a été concentrée dans le vide en présence de craie, puis précipitée par l'alcool. On a réuni ce second extrait alcoolique au premier et la solution alcoolique ainsi obtenue a été concentrée dans le vide et reprise par l'eau. On avait de la sorte une solution aqueuse contenant tous les sucres qui se trouvaient dans la partie ramollie de l'albumen, elle a été amenée à 25^{cc}.

Le pouvoir réducteur, dosé sur une portion par la méthode au sulfate ferrique telle qu'elle est employée au laboratoire de Chimie Biologique de l'Institut Pasteur (1) représentait pour le tout, en glucose, $2^{gr}4$. Une autre portion du liquide (8^{cc}), additionnée d'une quantité convenable d'acétate de phénylhydrazine, a donné un précipité de mannosehydrazone, qui, lavé à l'eau froide et à l'alcool, pesait sec $0^{gr}706$, ce qui représente, pour tout le liquide $2^{gr},20$, correspondant à $1^{gr}5$ de mannose.

Le pouvoir réducteur total étant $2^{gr}4$, il est vraisemblable que la différence entre ces deux derniers chiffres correspond en grande partie à du glucose. On a verifié en tous cas que l'eau mère de la mannosehydrazone, additionnée d'une nouvelle quantité d'acétate de phénylhydrazine et chauffée au bain-marie, a laissé déposer un abondant précipité de dextrosazone.

2° *Cotylédons.* — En raison de leur abondance, les trois quarts seulement des cotylédons extraits ont été employés. Ils ont été broyés puis pressés dans l'eau et les liquides réunis ont été concentrés dans le vide en présence de craie, opération qui a dû être arrêtée avant sa fin par suite de la production d'une mousse abon-

(1) Voir, pour la description sommaire de cette méthode :
C.-L. Gatin. *Recherches anatomiques et chimiques sur la germination des Palmiers.* (Ann. des Sc. Nat. Botanique, T. III, 9e série 1906, p. 292-293).

Digitized by Google

dante. Le liquide filtré, après défécation au sous-acétate de plomb et traitement par l'hydrogène sulfuré, a été filtré. Le pouvoir réducteur, dosé sur 2cc, représentait, pour le filtrat obtenu, 0gr745.

Ce filtrat, dont le le volume était égal à 71cc, a été doucement concentré au bain-marie, sa réaction étant neutre. On l'a ainsi amené à 35cc environ, on lui a ajouté une quantité convenable d'acétate de phénylhydrazine et on a porté le tout à la glacière. Aucun précipité ne s'était produit après 1 heure 1/2; par contre, la liqueur étant portée au bain-marie, il s'y est produit un abondant précipité de dextrosazone.

Il n'existait donc pas, dans cette portion des plantules, de trace dosable de mannose.

3° *Germes.* — La partie externe des plantules, ayant été réduite en petits fragments, a été traitée de la même façon que les cotylédons et le liquide obtenu après défécation, qui avait une très légère réaction acide, été doucement concentré au bain-marie jusqu'à ce qu'il occupe un volume égal à 50cc. Le pouvoir réducteur de ce liquide, dosé sur 1cc, représentait, pour le tout, 2gr02 en glucose. Les 49cc restants ont été additionnés d'une quantité convenable d'acétate de phénylhydrazine. Après 2 h. il ne s'était produit, à la glacière, aucun précipité. Par contre, le mélange, porté au bain-marie, s'est pris en masse par suite de la formation d'un abondant précipité de dextrosazone.

Là encore, il a donc été impossible de déceler la présence de mannose.

Il résulte donc de ce qui précède que le mannose que l'on peut mettre en évidence dans les graines du *Borassus flabelliformis* en germination se trouve localisé dans la partie ramollie de l'albumen, où il est accompagné de glucose, alors qu'on ne trouve que ce dernier sucre dans le cotylédon et la partie externe des plantules.

J'ai récemment cherché à montrer (1) l'intérêt qui s'attache au sort du mannose produit dans les graines à albumen corné en germination et il m'a semblé que ce sucre pouvait être isomérisé en glucose au fur et à mesure de sa formation.

Le fait que j'apporte aujourd'hui paraît être favorable à cette hypothèse.

(1) C.-L. Gatin. *Recherches anatomiques et chimiques sur la germination des Palmiers.* (Ann. des Soc. Nat. Botanique, T. III, 9e série 1906, p. 292-293).

Digitized by Google

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA RESPIRATION DES BACTÉRIACÉES

par M. P. GAUCHERY (*fin*)

ÉTUDE DE LA VIE ASPHYXIQUE OU RESPIRATION INTRA-MOLÉCULAIRE

De même que chez les végétaux, les bactéries continuent à dégager de l'acide carbonique, quand l'oxygène libre du milieu a été absorbé.

L'anhydride carbonique provient sans doute du *gain d'oxygène réalisé par la respiration normale* et aussi des gaz dissous dans le milieu nutritif ou des décompositions diverses réalisées dans ce milieu.

Ce dégagement continu d'acide carbonique n'est pas un phénomène de décomposition et de mort, car nous avons vu des colonies de B. de Kiel, en milieu confiné depuis plusieurs mois, reprendre la coloration qu'elles avaient perdue et respirer normalement par la simple aération du tube. On peut répéter un grand nombre de fois l'expérience, tant que le milieu nutritif n'est pas épuisé.

Voici une série d'expériences relatives au B. de Kiel. Nous avons analysé, à des périodes diverses, depuis le 1er jour, le gaz interne des tubes de culture et nous avons obtenu les séries suivantes avec des cultures jeunes à la température du laboratoire (15°-16°).

1re expérience (fig. 1) : Ages de la culture

1er jour	CO^2 =	5,25
	O =	9,13
2e jour	CO^2 =	8,63
	O =	0
7e jour	CO^2 =	10,32
9e —	—	11,72
13e —	—	11,87
15e —	—	11,95

Digitized by Google

16e	—	—	12,00
20e	—	—	12,56
32e	—	—	12,78
35e	—	—	12,83
43e	—	—	13,48
45e	—	—	14,14
141e	—	—	16,35

2e *Expérience* (température de 24°) :

1er jour	CO^2 =	9,32
	O =	0,76
2e jour	CO^2 =	9,70
	O =	0
7e jour	CO^2 =	11,84
9e —	—	12,38
20e —	—	12,80
37e —	—	13,38
43e —	—	14,10

3e *Expérience* (température de 24°) :

1er jour	CO^2 =	5,55
	O =	7,07
2e jour	CO^2 =	7,68
	O =	0
5e jour	CO^2 =	8,28
8e —	—	8,45
12e —	—	8,51
23e —	—	9,58

4e *Expérience* (température 32°) :

1er jour	CO^2 =	3,25
	O =	15,97
(au bout de 6 heures d'expérience)		
2e jour	CO^2 =	12,98
	O =	0
7e jour	CO^2 =	14,49
18e —	—	15,11

Ces quatre expériences nous montrent que le dégagement de CO^2

Digitized by Google

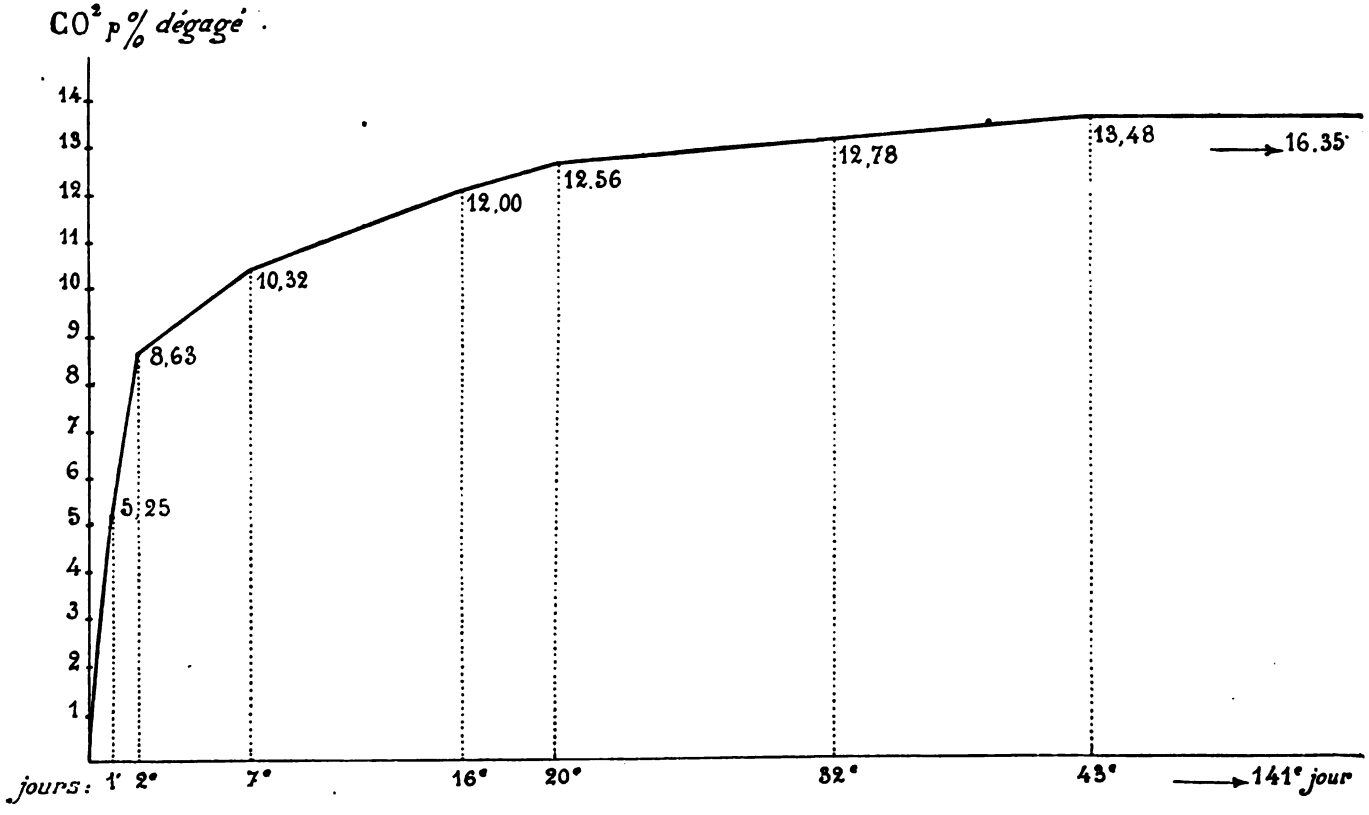


Fig. 1.

Digitized by Google

est continu en l'absence d'oxygène libre, pendant une période qui, dans notre première expérience, atteint 141 jours.

Ce dégagement est plus accentué en présence de l'oxygène : il diminue les jours suivants et se ralentit de plus en plus avec les progrès de l'âge.

La température a une influence manifeste sur l'intensité du phénomène. Aussi vers le 7e jour nous trouvons :

à 32° : 14 °/₀ de CO^2
à 24° : 11 et 12 °/₀ »
à 15-16° : 10 °/₀ »

Nos deux premières expériences, effectuées à 24°, nous donnent 14 °/₀ de CO^2 les 43e et 45e jour; dans la 4e expérience à 32°, nous obtenons 14 °/₀ de CO^2 dès le 7e jour.

L'âge de la culture influe aussi sur l'intensité du dégagement de l'acide carbonique :

Ainsi, à 24°, les cultures jeunes nous donnent environ 9 °/₀ de CO^2 au bout de 24 heures.

Une culture âgée de 8 jours nous donne 7 °/₀ le 1er jour et 9 °/₀ le 28e jour. Une cuture âgée de 13 jours : 3 °/₀ le 7e jour et 3,74 °/₀ le 24e jour. Une culture âgée de 27 jours : 0,49 °/₀ le 1er jour et 1,80 °/₀ le 5e jour.

Les mêmes résultats s'observent avec la Sarcine jaune et le B. prodigiosus.

1re Expérience :

29 mars :	Culture de S. jaune mise en expérience.
30 mars :	CO^2 = 12,12 O = 0
4 avril :	CO^2 = 12,40
6 avril :	CO^2 = 14,10
6 avril :	CO^2 = 14,35
26 avril :	CO^2 = 16,66

2e Expérience (fig. 2) :

29 mars :	Culture. Mise en expérience.
30 mars :	CO^2 = 10,09 O = 9

Digitized by Google

4 avril : $CO^2 = 11,37$
6 avril : $CO^2 = 11,49$
11 avril : $CO^2 = 12,82$
26 avril : $CO^2 = 13,21$

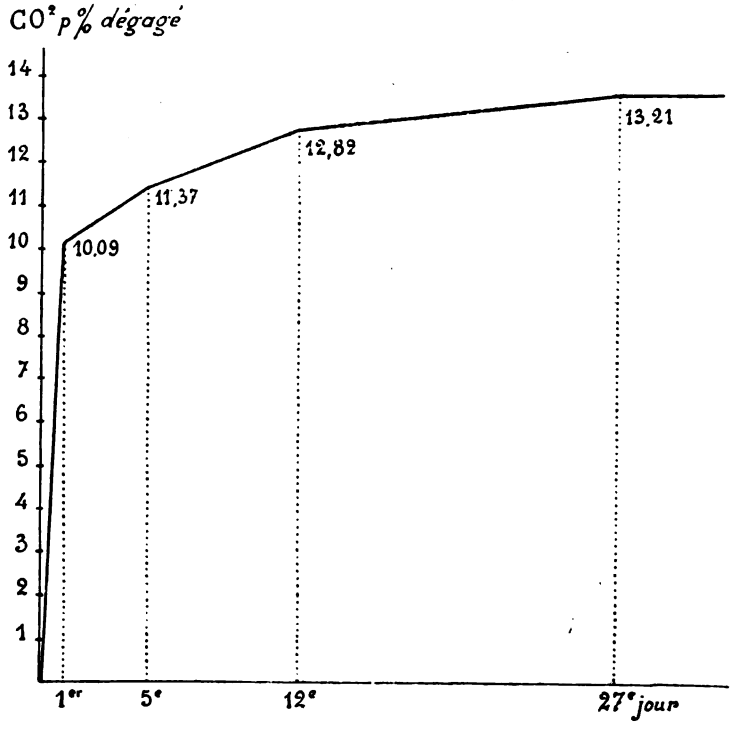


Fig. 2.

3e Expérience :

29 mars : Mise en expérience d'une culture âgée de 3 mois.

30 mars : $CO^2 = 0,93$, $O = 19,43$

5 avril : $CO^2 = 2,66$, $O = 14,56$

7 avril : $CO^2 = 2,67$, $O = 13,69$

Digitized by Google

13 avril :	CO^2 =	4,38
	O =	8,98
20 avril :	CO^2 =	6,37
	O =	4,45
18 juill. :	CO^2 =	9,95
	O =	0
22 sept. :	CO^2 =	11,14

Dans ces trois expériences, la température est celle du laboratoire.

A 24°, les résultats sont analogues, mais le dégagement de l'anhydride carbonique est plus intense :

EXPÉRIENCES FAITES AVEC LA « SARCINE JAUNE »

1re Expérience :

29 mars :	Culture mise en expérience	
5 avril :	CO^2 =	4,21
(6e jour)	O =	13,98
7 avril :	CO^2 =	11,68
(8e jour)	O =	0,49
13 avril :	CO^2 =	13,87
(14e jour)	O =	0
18 juill. :	CO^2 =	14,43
(110e jour)		

2e Expérience :

29 mars :	Culture mise en expérience	
5 avril :	CO^2 =	3,69
	O =	13,67
7 avril :	CO^2 =	9,29
	O =	5,37
13 avril :	CO^2 =	11,30
18 juill. :	CO^2 =	13,38

3e Expérience :

29 mars :	Culture mise en expérience	
30 mars :	CO^2 =	10,84
	O =	0

Digitized by Google

4 avril : $CO^2 = 12,68$
11 avril : $CO^2 = 13,16$
26 avril : $CO^2 = 13,48$

4e Expérience :

29 mars : Culture mise en expérience
30 mars : $CO^2 = 7,97$, $O = 0$
4 avril : $CO^2 = 9,56$
6 avril : $CO^2 = 10,02$
11 avril : $CO^2 = 11,11$
26 avril : $CO^2 = 11,79$

Les résultats sont identiques avec le *B. prodigiosus* :

1re Expérience : à 24°.

18 avril : Culture mise en expérience
19 avril : $CO^2 = 16,08$, $O = 0$
28 avril : $CO^2 = 19,49$
9 mai : $CO^2 = 19,95$

2e Expérience : à 24° :

18 avril : Culture mise en expérience
19 avril : $CO^2 = 10,43$, $O = 0$
28 avril : $CO^2 = 13,60$
9 mai : $CO^2 = 13,69$
22 sept. : $CO^2 = 13,36$
17 nov. : $CO^2 = 15,54$
(213e jour)

3e Expérience : Température de 15-16°.

18 avril : Culture mise en expérience
21 avril : $CO^2 = 5,67$, $O = 10,40$
5 mai : $CO^2 = 15,08$
22 sept. : $CO^2 = 15,47$

Digitized by Google

On peut figurer tous ces résultats par des courbes (fig. 1 et 2), dont les ordonnées représentent les volumes d'anhydride carbonique dégagés et les abcisses, les différentes périodes où ils ont été notés.

Ces courbes sont presque semblables pour toutes ces bactéries ; elles montrent d'une façon fort nette combien le dégagement est rapide et plus marqué en présence de l'oxygène libre, et combien il se ralentit, en milieu confiné, quand l'air n'est pas renouvelé.

Résistance des bactéries a l'asphyxie.

En milieu confiné, les bactéries continuent donc à dégager de l'acide carbonique. Mais ce dégagement, très marqué dans les premiers jours, diminue peu à peu et devient ensuite presque insensible. En même temps, il se produit chez le Bacille de Kiel, ainsi que chez le B. Prodigiosus, une décoloration de plus en plus marquée. Nous avons vu que la coloration de ces bactéries était dûe à un phénomène d'oxydation (la coloration existe chez les cultures développées à l'obscurité), car *en aérant* des cultures ayant respiré longtemps en milieu confiné (200 jours), et dont la coloration était devenue *mauve-violacée* très pâle, il a suffi de quelques jours pour obtenir la teinte rouge-cire à cacheter.

Nous avons donc là un premier procédé pour nous rendre compte de la vitalité d'une culture asphyxiée depuis un temps déterminé : l'*aération du tube.*

La coloration de la colonie et l'analyse des échanges gazeux fournis par la respiration à ce moment-là, nous donnent une mesure d'appréciation de cette vitalité.

Un autre moyen nous permettra encore d'étudier cette vitalité : *l'ensemencement des individus asphyxiés sur la gélose neuve* et l'analyse des échanges gazeux fournis par la culture rajeunie.

1° *Aération des cultures asphyxiées.*

1re Expérience : Une culture de Kiel asphyxiée depuis 19 jours et dont l'atmosphère interne contient 14,11 °/₀ de CO^2 nous donne après aération :

le 7e jour : 12,96 °/₀ de CO^2.
le 24e jour : 13,11 °/₀ de CO^2.

2e Expérience :

Une culture asphyxiée depuis 45 jours nous donne à l'analyse

Digitized by Google

9,22 °/₀ de CO^2. Après aération, le lendemain, c'est-à-dire au bout de 24 heures, nous trouvons :

12,26 °/₀ de CO^2.
14'14 °/₀ d'O.

3e Expérience :

Une culture asphyxiée depuis 64 jours et aérée au 64e jour, nous donne au bout de 24 heures, à la température de 24°, 14,20 °/₀ de CO^2 ; l'oxygène a été complètement absorbé.

4e Expérience :

Une culture âgée de 14 jours, asphyxiée pendant 31 jours, nous donne au 31e jour 3,66 °/₀ de CO^2 ; aérée à ce moment-là, nous trouvons 9,05 °/₀ de CO^2 20 jours après.

5e Expérience :

Une culture de B. de Kiel est faite le 27 février et soumise à la température de 24°. Le 20 mars (21e jour) nous trouvons 15,34 °/₀ de CO^2. Elle est de coloration mauve. Aérée le 21e jour, elle reprend dès le lendemain sa coloration rouge-cire.

Il résulte de toutes ces expériences que l'asphyxie, pendant les premiers mois tout au moins, ne modifie pas sensiblement la vitalité des colonies de Bacille de Kiel ; elles conservent leur faculté d'absorption pour l'oxygène pendant un temps très long.

2° *Ensemencement sur de la gélose neuve de bacilles asphyxiées.*

Voici une culture de B. de Kiel asphyxiée depuis 27 jours ; elle est de coloration « *lie de vin* ». Nous ensemençons deux tubes de gélose avec cette colonie et nous trouvons :

1er tube : au bout de 24 heures, culture presque incolore.

$CO^2 = 7,14$
$O = 17,61$

Au bout 48 heures, la culture est rose-pâle.

$CO^2 = 15,56$
$O = 0$

2e tube : au bout de 24 heures la culture est presque incolore.

$CO^2 = 4.67$
$O = 18.18$

Au bout de 48 heures : la culture est rosée faiblement.

$CO^2 = 11,91$
$O = 0$

Digitized by Google

Ces 2 tubes sont aérés au bout de 48 h. Le 3e jour, les cultures sont rouge cire, très pâle, et les jours suivants, reprennent peu à peu leur coloration rouge cire à cacheter.

Il est permis de conclure, avec ces deux expériences, que l'absorption de l'oxygène par des Bacilles asphyxiés est plus lente, comme le montre la coloration et l'analyse de l'air de la respiration.

La résistance de cette bactérie à l'asphyxie est énorme :

Nous avons ensemencé le 30 mars, un tube de gélose avec des Bacilles asphyxiés depuis 21 jours, et dont l'air respiratoire contenait 15,34 p. 0/0 de CO^2 sans oxygène. Le 22 mars, la culture avait très bien poussé. Le 28 septembre, c'est-à-dire au bout de 190 jours, les cultures étaient couleur lie de vin, ou plutôt mauve très pâle. Aérée à cette époque, il a fallu trois jours pour que la coloration redevienne sensiblement normale.

En résumé, le Bacille de Kiel en milieu confiné, continue très bien à vivre pendant 190 jours, et probablement beaucoup plus ; il se décolore, et sa faculté de coloration revient par une aération simple au bout de quelques jours ; les phénomènes respiratoires sont tout d'abord ralentis, mais ils reprennent assez rapidement leur marche normale. Il semble que la faculté d'absorption de l'oxygène soit diminuée, tandis que le dégagement de l'anhydride carbonique est plus intense ; mais cette variation dans les échanges respiratoires est de courte durée.

Produits solubles sécrétés par des Bacilles asphyxiés.

Nous avons vu que les bactéries, vivant en milieu confiné, absorbent l'oxygène et dégagent l'anhydride carbonique dans une première phase ; puis, dans une seconde, se décolorent et continuent à dégager l'anhydride carbonique. Dans cette seconde phase, phase asphyxique ou parasphyxique, les bactéries sont modifiées dans leurs fonctions intimes, puisque leur substance chromogène cesse de se développer, et même se trouve presque complètement détruite. Les produits solubles qu'ils sécrètent alors sont-ils différents de ceux sécrétés par les bacilles normaux et ont-ils une action sur les bacilles normaux ?

Pour répondre à cette question, nous opérons de la façon suivante :

Digitized by Google

Le Bacille de Kiel liquéfiant la gélatine, nous ensemençons de la gélose contenue dans des ballons de 125 et 250 cc. avec cette gélatine liquéfiée et contenant un très grand nombre de bacilles. Nous obtenons ainsi de très belles cultures, formées par un voile rouge bien uniforme, recouvrant les surfaces libres de gélose. Puis nous asphyxions ces cultures, soit sous l'huile d'olive stérilisée, soit sous le mercure, soit encore en scellant à la cire les cols de nos ballons.

Au bout d'un temps déterminé, nous introduisons dans nos ballons du sable gréseux très fin, stérilisé. En agitant violemment, le sable entraîne toutes les cultures, laissant seulement dans les ballons la gélose imprégnée à sa surface de la substance chromogène violacée, modification de l'asphyxie.

Ce sable est alors repris par l'eau, l'alcool, l'éther ou l'eau glycérinée à 5 °/o et broyé dans un mortier préalablement stérilisé.

Le liquide ainsi obtenu est abandonné pendant quelques jours, dans un récipient afin de tuer les bacilles qui ont pu échapper au broyage, et incorporé ensuite à de la gélose neuve.

Plusieurs expériences faites avec l'alcool, l'éther, la glycérine et l'eau, nous ont montré que l'eau glycérinée était préférable; les produits entraînés par l'eau glycérinée semblent plus actifs que les autres liquides.

Nous avons étudié l'action de ces produits solubles avec des *Bacilles normaux*, et ensuite avec des *Bacilles asphyxiés*.

1° *Bacilles normaux*. — Les Bacilles normaux, ensemencés sur de la gélose imprégnée, nous ont donné des cultures absolument *incolores*; les phénomènes respiratoires semblent normaux. Dans un premier tube nous obtenons en effet :

$$\left.\begin{array}{l} CO^2 \quad 8{,}95 \\ O = \quad 0 \end{array}\right\} \text{au bout de 24 heures.}$$

$$CO^2 = 13{,}31 \text{ au bout de 48 heures.}$$

Dans un 2e tube :

$$\left.\begin{array}{l} CO^2 = 7{,}53 \\ O = 0 \end{array}\right\} \text{au bout de 24 heures}$$

mais si nous ensemençons ce bacille de Kiel incolore, sur de la gélose neuve nous obtenons :

Digitized by Google

1er tube :	$CO^2 = 17,55$ $O = 0$	le 1er jour
	$CO^2 = 21,04$	le 2e jour
2e tube :	$CO^2 = 16,32$ $O = 0$	le 1er jour

La *production de l'anhydride carbonique est très intense;* et cette faculté se conserve pendant un certain temps, comme on peut s'en convaincre par des aérations successives :

1re Expérience :

1er jour : $CO^2 = 16,32$.
2e jour : aération.
3e jour : $CO^2 = 17,24$; aération.
7e jour : $CO^2 = 15,58$; aération.
8e jour : $CO^2 = 21,26$; aération; presque incolore.
9e jour : Coloration peu marquée rose-violet.

2e Expérience :

1er jour : $CO^2 = 17,55$
$O = 0$
2e jour : $CO^2 = 21,04$
3e jour : Incolore.
8e jour : Coloration rose-pâle.
9e jour : Coloration rouge peu foncé.

Les produits solubles des B, asphyxiés agissent donc sur la substance chromogène des bacilles normaux et sur leur faculté de dégager l'anhydride carbonique.

2° *Bacilles asphyxiés.* — Prenons une culture de Bacilles asphyxiés depuis 27 jours. Ensemencés sur de la *gélose imprégnée,* ils nous donnent des cultures décolorées dont les échanges respiratoires sont très affaiblis :

1re Expérience :

$CO^2 = 0,27$ $O = 19,10$	le 1er jour
$CO^2 = 3,67$ $O = 13,12$	le 2me jour

2me Expérience :

$CO^2 = 1,06$ $O = 10,36$	le 1er jour

Digitized by Google

Tandis que les Bacilles asphyxiés nous ont donné 7 et 4 °/₀ de CO^2 le 1er jour, quand on les ensemence sur de la gélose neuve, les mêmes Bacilles donnent ici 0,27 et 1,06 °/₀ quand on les ensemence sur de la gélose imprégnée.

Il y a donc ici une diminution manifeste des échanges gazeux de la respiration.

En résumé :

Les Bacilles asphyxiés sont *dyschromogènes*.

Les Bacilles intoxiqués *achromogènes*.

Les Bacilles asphyxiés sont moins avides d'oxygène que les Bacilles normaux pendant un temps d'ailleurs assez court. Les Bacilles intoxiqués absorbent l'oxygène avec intensité et dégagent un volume considérable d'anhydride carbonique. L'intoxication porte ses effets sur la faculté chromogène et sur les échanges respiratoires.

Il serait d'un grand intérêt d'obtenir les produits microbiens d'activité variable, suivant la durée de l'asphyxie, mais on peut dire que les toxines obtenues dans des conditions semblables doivent rester identiques à elles-mêmes. Par conséquent, pour obtenir des produits bactériens identiques, il faudra s'adresser à des colonies identiques. L'étude des échanges respiratoires nous fournit donc un nouveau moyen dans cette appréciation, moyen plus scientifique et plus précis que celui par exemple du passage chez les animaux pour l'appréciation de la vitalité d'une bactérie pathogène.

CONCLUSIONS

Elles se rapportent surtout au Bacille de Kiel ; nous les avons étendues au B. prodigiosus, B. Megaterium et Sarcine jaune.

Les Bactéries absorbent l'oxygène de l'air et dégagent de l'anhydride carbonique. Aussi, à la température ordinaire, le B. de Kiel donne, au bout de 24 heures, 4,30 de CO^2 °/₀, tandis qu'il a absorbé 8,10 °/₀ d'O. Le B. prodigiosus 5,67 °/₀ de CO^2, alors qu'il a absorbé 10,10 °/₀ d'O. La Sarcine jaune, au bout de 7 jours, 4,21 °/₀ de CO^2. avec 6,52 °/₀ d'O absorbé.

Le phénomène s'accentue si la *température* s'élève ; il se ralentit si la température s'abaisse.

Digitized by Google

L'intensité des échanges gazeux de la respiration est plus grande chez une culture *jeune* que chez une culture *âgée*.

Le *quotient respiratoire*, pour une espèce bactérienne donnée, est *variable* d'une culture à l'autre ; aussi chez le Bacille de Kiel il oscille entre 0,4 et 0,8. Mais on peut dire que ce rapport est *toujours plus petit que 1*, c'est-à-dire que tout l'oxygène absorbé par les bactéries n'est pas rejeté immédiatement sous forme d'acide carbonique ; les bactéries réalisent par la respiration normale *un gain en oxygène*.

Le quotient respiratoire reste constant pour une même culture, aux diverses périodes de son développement, tant qu'il reste de l'oxygène libre.

La *lumière* solaire, la lumière du jour et la lumière électrique, retardent les phénomènes respiratoires ; à l'obscurité les échanges gazeux sont plus intenses, le quotient respiratoire plus élevé.

A la lumière la transpiration est plus marquée qu'a l'obscurité.

Les *anesthésiques* diminuent l'intensité des échanges respiratoires ; l'action du chloroforme semble plus marquée que celle de l'éther.

Pendant la respiration normale il y a une diminution effective de la masse gazeuse.

En milieu confiné, le dégagement de l'anhydride carbonique continue après l'absorption complète de l'oxygène de l'air. Ce dégagement est plus intense en présence de l'oxygène qu'après sa disparition ; très marqué les premiers jours, il se ralentit peu à peu.

Il est plus intense avec une culture jeune, et quand la température s'élève.

Ce dégagement de l'anhydride carbonique dans un milieu confiné n'est pas un phénomène de décomposition et de mort car il suffit d'*aérer* la culture, pour voir les phénomènes respiratoires, reprendre leur marche normale, tant que le milieu nutritif n'est pas épuisé. Nous avons observé ce phénomène chez le B. de Kiel après 190 jours d'asphyxie sur la cuve à mercure.

Les limites de la résistance du B. de Kiel à l'asphyxie sont très éloignées ; sa coloration peut disparaître presque complètement

Digitized by Google

quand l'oxygène n'est pas renouvelé, mais elle réapparaît au bout de 2 ou 3 jours par une simple aération de la colonie.

L'asphyxie semble diminuer l'intensité des phénomènes respiratoires, mais cette diminution est de courte durée; les colonies reprennent très vite leur faculté normale d'absorption de l'oxygène et le dégagement de l'acide carbonique.

Les Bacilles asphyxiés produisent des substances solubles qui ont une action sur des bacilles normaux.

Tandis que les Bacilles asphyxiés sont dyschromogènes, les bacilles intoxiqués sont achromogènes. Les produits solubles sécrétés par les Bacilles asphyxiés agissent sur la faculté achromogène des bacilles normaux, et sur leurs échanges respiratoires qu'ils octroient d'une façon intense, surtout au point de vue de la production de l'anhydride carbonique.

Digitized by Google

RECHERCHES
SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES
ET
SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE

par M. Léon FLOT (*Suite*).

Troisième exemple

VICIA SATIVA (Vesce cultivée).

On sait que les feuilles composées des Viciées sont distiques et munies à leur base de larges stipules (fig. 83). Si l'on pratique une section transversale au milieu d'un entre-nœud, on trouve que l'appareil vasculaire est composé d'un certain nombre de faisceaux libéro-ligneux disposés en une ellipse et séparés les uns des autres par des rayons de parenchyme (fig. 84).

En dehors de cette ellipse, et près de chacune des extrémités de son petit axe se trouve un faisceau libéro-ligneux (*st*, *st'*, fig. 84). Ces deux faisceaux extérieurs, isolés des autres par une épaisseur plus ou moins grande de parenchyme, tournent en général leur pôle ligneux du côté de l'insertion de la feuille supérieure. Parfois ils sont situés dans une sorte de diverticule qui ne communique avec le reste du parenchyme extérieur à l'ellipse que par un isthme très étroit.

Si, partant du milieu de l'entre-nœud, nous pratiquons des coupes transversales de plus en plus voisines du nœud inférieur, nous voyons les deux faisceaux extérieurs se rapprocher de plus en plus de l'une des extrémités du grand axe de l'ellipse libéro-ligneuse, et cette extrémité est précisément celle qui est au-dessus de l'insertion foliaire inférieure.

Beaucoup de botanistes se sont occupés de la nature et de l'origine de ces faisceaux extérieurs (*st*, *st'*) auxquels on donne généralement le nom de faisceaux corticaux. On les a jusqu'ici

Digitized by Google

considérés comme des anomalies, et c'est en particulier à ce titre que M. Hérail les décrit dans son étude si connue des anomalies de la tige. Toutefois, il nous laisse ignorer leurs rapports avec les autres faisceaux de la tige, et se borne à étudier certains faisceaux incomplets, dont nous parlerons plus loin, et auxquels il reconnaît une origine péricyclique. M. Van Tieghem considère ces deux faisceaux extérieurs comme deux fractions de cylindre central, qui se détachent de l'ensemble de ce cylindre immédiatement au-dessus des cotylédons, cheminent dans l'écorce tout le long de l'entre-nœud et viennent contribuer, au nœud supérieur, à la formation de la feuille. Ainsi, d'après l'opinion de l'éminent professeur, le tissu qui sépare du cylindre central chacun des faisceaux extérieurs, serait du tissu cortical.

Si l'on rapproche cette opinion de celle qu'expose M. Baranetzky dans le mémoire cité plus haut [23], on voit tout l'intérêt que présente l'étude de l'origine des tissus dans la tribu des Viciées. En effet, si les faisceaux extérieurs sont situés dans l'écorce, c'est qu'ils sont nés dans le tissu cortical, car nous n'avons pas besoin de redire que les expressions : sortir du cylindre central, pénétrer dans l'écorce, sont des expressions figurées. En réalité, un faisceau se trouve toujours dans le tissu qui lui a donné naissance, et n'agit pas à la façon d'une radicelle qui, née dans le cylindre central, traverse l'écorce en digérant les cellules devant elle.

Si donc les faisceaux extérieurs des Viciées sont réellement corticaux, c'est que le méristème cortical pourrait, dans certains cas, produire des éléments vasculaires. Dans ce cas, les rapports que nous avons constatés jusqu'ici entre les assises initiales et les diverses régions du segment foliaire n'auraient aucun caractère de généralité et l'opinion de M. Baranetzky se trouverait sur ce point confirmée.

A cause de l'importance des conclusions que doit nous fournir ce cas particulier, nous l'étudierons avec plus de détails que les exemples précédents.

Pour rendre plus facile l'interprétation des faits, nous rechercherons d'abord les relations des faisceaux extérieurs avec les faisceaux de la feuille et de la tige, dans une région adulte de la plante.

Digitized by Google

1. — Tige adulte

On rend transparente une fraction de tige, dans la région d'un nœud, au moyen de l'eau de Javelle. Ensuite on injecte le système vasculaire au moyen d'une solution colorante. On peut suivre alors, par transparence, la course des faisceaux libéro-ligneux. C'est une préparation ainsi obtenue que représente la figure 83. Nous y voyons la base d'un pétiole *p* et la stipule *st*. La surface de la tige présente deux bourrelets longitudinaux, *bs*, *bi*, et chacun de ces bourrelets renferme l'un des faisceaux extérieurs. Celui de l'entre-nœud supérieur *bs* se dirige, sur la figure, vers la région où s'insère la feuille. Le point où il se termine nous est masqué par la stipule *st*, mais nous le verrons tout à l'heure. Regardons maintenant les faisceaux qui viennent du pétiole *p*. Le faisceau médian descend directement dans la tige.

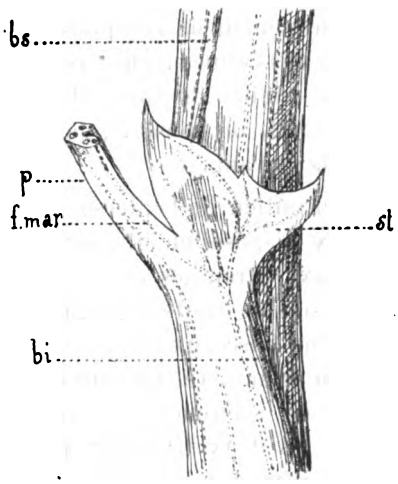


Fig. 83. — *Vicia sepium*. Insertion foliaire, *p*, base du pétiole; *st*, stipule, avec ses faisceaux vus par transparence; *bs*, bourrelet de l'entre-nœud supérieur, contenant le faisceau marginal; *bi*, bourrelet de l'entre-nœud inférieur. Le trajet des faisceaux est indiqué par un pointillé.

D'autre part, la section transversale du pétiole nous montre deux autres gros faisceaux, logés chacun dans une des expansions latérales du pétiole : nous les appellerons faisceaux *marginaux* (*f. mar*, fig. 83). Ces faisceaux suivent le bord supérieur du pétiole, puis nous les voyons se ramifier et fournir le système vasculaire de la stipule en se divisant plusieurs fois. Ensuite, ils descendent le long de l'entre-nœud inférieur, dans un bourrelet *bi*, qui, à mesure qu'il descend, s'avance de plus en plus vers le côté de la tige diamétralement opposé à celui de la feuille *p*. En somme, quand on considère l'ensemble de cette figure, sans chercher de détails anatomiques, il

Digitized by Google

semble que dans la région située au-dessous de l'insertion foliaire, le pétiole s'élargit et s'applique contre la tige, par sa partie médiane, tandis que ses bords, contenant les faisceaux marginaux et stipulaires. font une saillie obliquement dirigée d'une insertion foliaire à l'autre, embrassant ainsi une portion de plus en plus grande de la tige en allant de haut en bas. Cette disposition rappelle celle que nous avons déjà constatée dans l'Aristoloche.

Étude des coupes transversales dans la tige adulte. — Il nous sera facile maintenant de comprendre les particularités que présente l'examen des coupes transversales faites dans la région d'un nœud de la tige adulte. En coupant en série la portion de plante représentée fig. 83, on constate, de haut en bas, l'apparition des stades successifs suivants :

1. Au milieu de l'entre-nœud (fig. 84), la coupe présente six faisceaux disposés en ellipse ; les deux plus gros (*am*, *pm*) sont situés aux extrémités du grand axe et sensiblement écartés de leurs voisins de droite et de gauche. A l'extérieur de l'ellipse, se voient deux faisceaux (*st*, *st'*) dont le pôle ligneux regarde l'extrémité *a* du grand axe. Chacun des huit faisceaux est appuyé à un faisceau de sclérenchyme ou à un arc scléreux. Le faisceau scléreux des deux faisceaux principaux, *am*, *pm*, est séparé du faisceau libéro-ligneux, en apparence ; mais une observation un peu attentive montre qu'il se rattache à la région libérienne par un pédicule de cellules allongées. Cette région intermédiaire entre le faisceau ou l'arc scléreux et la région libérienne existe à un degré plus ou moins marqué dans tous les autres faisceaux. Il n'y a donc, sans même tenir compte de l'origine, aucune raison de détacher ces faisceaux scléreux de l'ensemble du système libéro-ligneux. C'est du reste ce que M. Hérail avait reconnu, aussi désignait-il ces faisceaux sous le nom de faisceaux fibreux péricycliques.

Pour plus de commodité, j'appellerai région postérieure *p* celle où va se faire l'insertion foliaire ; la région située à l'autre extrémité du grand axe sera donc la région antérieure *a*. Nous aurons en outre deux faisceaux latéraux postérieurs (*pl*, *pl'*), et deux faisceaux latéraux antérieurs (*al*, *al'*).

A mesure que les coupes transversales se rapprochent de l'inser-

Digitized by Google

tion foliaire, on voit le faisceau médian postérieur s'élargir et dédoubler sa région libérienne qui présente alors deux pôles distincts (*pm*, fig. 84). C'est à ce stade que, pour ne pas multiplier les figures, j'ai représenté la première coupe transversale.

2. Bientôt le faisceau médian postérieur se dédouble complètement, formant deux demi-faisceaux distincts (*pmd*, *pmg*, fig. 85).

3. Peu à peu, les coupes passent par la base du pétiole et par la région stipulaire (fig. 86). Le pétiole présente cinq faisceaux : un médian *fm*, deux latéraux *fl*, *fl'*, deux marginaux *fst*, *fst'*. Ces deux derniers sont logés dans les expansions latérales qui bordent la gouttière médiane du pétiole, et leur pôle ligneux est tourné vers le faisceau pétiolaire médian. Les stipules forment sur la tige deux longues bandes latérales *stf*, de peu d'épaisseur, avec quelques petits faisceaux libéro-ligneux *(r)*.

A mesure qu'on descend, la coupe tranche les faisceaux du pétiole de plus en plus obliquement par rapport à leur direction : ils semblent ainsi s'allonger et s'étirer *(fm*, *fl*, *fl'*, fig. 86). Les faisceaux marginaux deviennent horizontaux, je veux dire parallèles à la section transversale elle-même, et l'on voit leurs vaisseaux ligneux et libériens se placer dans la direction de la stipule *fst*, *fst'*, dont ils vont former le système vasculaire.

A ce stade, on n'observe encore aucune modification importante dans la tige, si ce n'est une augmentation considérable du tissu libérien, due à l'apparition et à l'activité d'une assise génératrice libéro-ligneuse *ag* dans toute la région postérieure.

4. Progressivement, la jonction de la tige et de la base foliaire devient plus intense (fig. 87).

La région antérieure ne présente aucune modification, elle n'a jusqu'à présent que le rôle de témoin. Cependant l'un de ses faisceaux latéraux (*al*) se déforme et présente, notamment dans sa région ligneuse, une déviation vers la région postérieure.

Dans la région postérieure, les faisceaux se sont élargis et sont devenus confluents. Une assise génératrice *ag* a relié chacun des faisceaux latéraux *pl pl'* avec la moitié correspondante du faisceau médian postérieur dédoublé (*pmd*, *pmg*). De plus, la jonction s'est étendue aux faisceaux latéraux du pétiole *fl*, *fl'*, dont on voit les vaisseaux ligneux disposés presque horizontalement sur le bord interne de la bande libéro-ligneuse postérieure (*fl* + *pmd* + *pl'*, *fl'* + *pmg* + *pl'*).

Digitized by Google

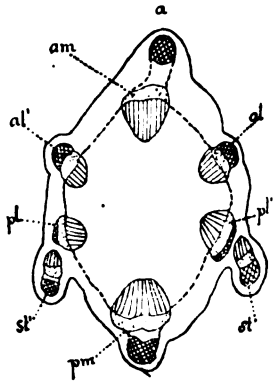


Fig. 84

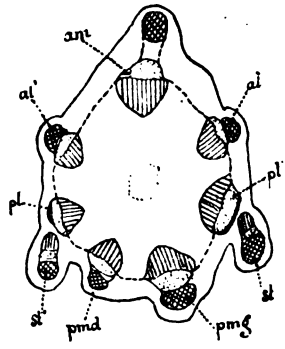


Fig. 85.

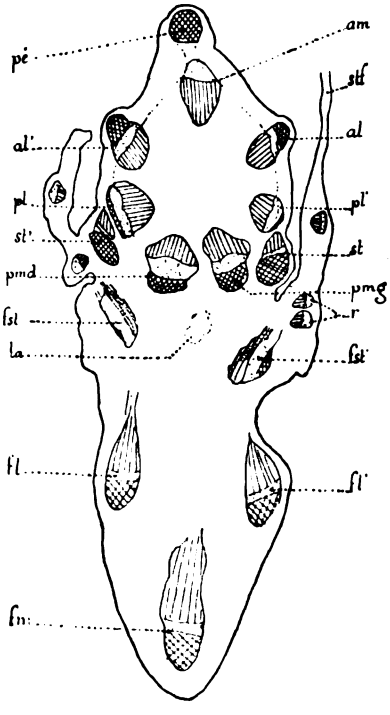


Fig. 86.

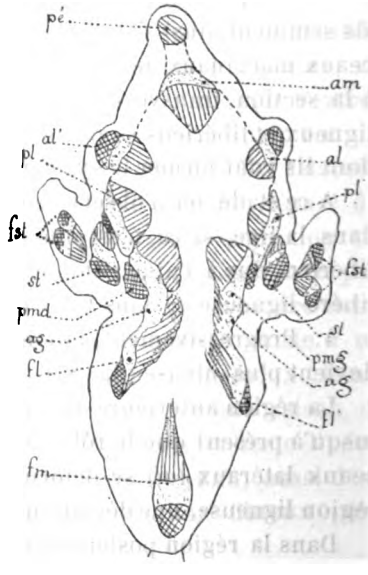


Fig. 87.

Fig. 84-90. — *Vicia sativa*. *a*, côté antérieur; *p*, côté postérieur; *am*, faisceau médian antérieur; *al*, *al'*, faisceaux latéraux antérieurs; *pm*, faisceau médian postérieur; *pl*, *pl'*, faisceaux latéraux postérieurs; *st*, *st'*, faisceaux extérieurs

Digitized by Google

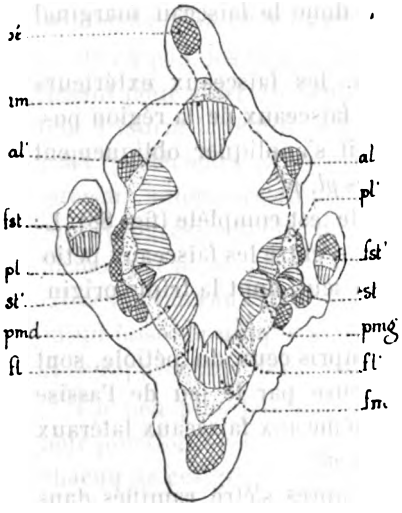


Fig. 88.

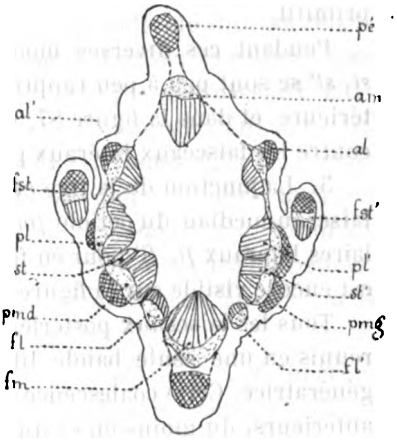


Fig. 89.

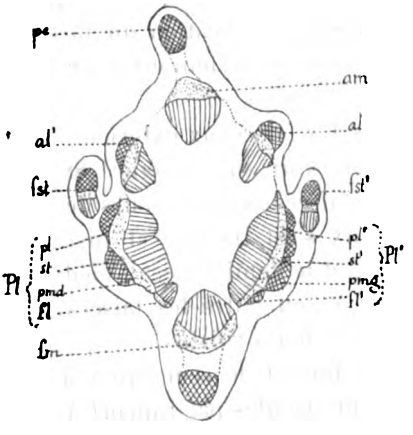


Fig. 90.

ou stipulaires; *pé*, cordon de péricycle scléreux; *pmd*, *pmg*, faisceau médian postérieur dédoublé; *la*, lacune; *fm*, faisceau pétiolaire médian; *fl*, *fl'*, faisceaux pétiolaires latéraux; *fst*, *fst'*, faisceaux pétiolaires marginaux ou stipulaires.

Digitized by Google

Le faisceau pétiolaire médian *fm* est encore isolé.

Les faisceaux pétiolaires marginaux ont donné le système vasculaire de la stipule dont les ramifications confluent, à la base, en deux faisceaux accolés, *fst'* à droite, *fst* à gauche. Chacun de ces deux groupes de faisceaux représente donc le faisceau marginal primitif.

Pendant ces diverses modifications, les faisceaux extérieurs *st*, *st'* se sont peu à peu rapprochés des faisceaux de la région postérieure, et dans la figure 87, on les voit s'appliquer obliquement contre les faisceaux latéraux postérieurs *pl*, *pl'*.

5. La jonction de la tige et du pétiole est complète (fig. 88). Le faisceau médian du pétiole *fm* s'intercale entre les faisceaux pétiolaires latéraux *fl*, *fl'* pour en former un seul, dont la triple origine est encore visible sur la figure.

Tous les faisceaux postérieurs, y compris ceux du pétiole, sont réunis en une seule bande libéro-ligneuse par le jeu de l'assise génératrice. Cette coalescence s'étend même aux faisceaux latéraux antérieurs, du moins en ce qui concerne *al'*.

Les faisceaux marginaux du pétiole, après s'être ramifiés dans la stipule, ont donné, de chaque côté, un faisceau extérieur, *fst*, *fst'*, logé dans une expansion latérale de la tige qui n'est que le prolongement de la base de la stipule. Il est même plus exact de dire, en faisant abstraction de la ramification du faisceau marginal dans la stipule, que ce faisceau extérieur est le prolongement même du faisceau marginal du pétiole.

Que sont devenus les faisceaux extérieurs *st* et *st'* ? Nous pouvons encore les apercevoir sur la figure 88. Ils se sont d'abord appliqués contre les faisceaux postérieurs de l'ellipse ; puis peu à peu leur pôle ligneux s'est incurvé et insinué entre le faisceau postérieur (*pl* ou *pl'*) et le demi faisceau médian (*pmd* ou *pmg*). Ils prennent place peu à peu entre les faisceaux de l'ellipse et se confondent bientôt avec leurs voisins.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer à ce moment que les faisceaux *fst*, *fst'* sont orientés par rapport à ceux de la feuille *fm* comme l'étaient ceux de l'entre-nœud supérieur (*st*, *st'*) par rapport à la feuille supérieure. Cette orientation est exactement celle qu'ils avaient dans le pétiole par rapport aux mêmes faisceaux.

6. Enfin tous ces phénomènes de coalescence vont s'atténuer de

Digitized by Google

plus en plus, et la tige va reprendre la structure que nous lui avons vue dans la figure 84, mais avec des faisceaux plus forts dans la région postérieure correspondant à l'insertion foliaire et aussi avec deux faisceaux extérieurs *fst, fst'*, orientés en sens inverse de ceux de la figure 84.

Peu à peu, les faisceaux reprennent leur individualité, en répartissant pour ainsi dire entre eux l'apport de tissu vasculaire que leur a fourni la feuille. C'est ainsi (fig. 89) que les faisceaux latéraux postérieurs *pl, pl'* se mettent en communication avec les latéraux antérieurs *al, al'* ; les faisceaux extérieurs *st, st'* disparaissent progressivement dans chacun des deux groupes latéraux formés par *pl, st, pmd,* d'un côté ; *pl', st', pmg*, de l'autre. Enfin les faisceaux latéraux *fl, fl'*, qui s'étaient soudés, à la base du pétiole, en un faisceau unique avec le faisceau médian *fm*, s'en détachent et se rapprochent des deux groupes latéraux.

Un peu plus bas (fig. 90), les faisceaux latéraux *fl, fl'*, opèrent leur jonction avec les deux groupes latéraux postérieurs *Pl, Pl'*, et chacun de ces groupes se trouve alors formé de quatre éléments, savoir : un faisceau latéral postérieur de la trace foliaire postérieure précédente, *pl*, un faisceau marginal stipulaire *st*, venant de la trace foliaire antérieure précédente ; un demi faisceau postérieur *pmd*, venant de la trace postérieure précédente et un faisceau foliaire latéral venant de la feuille qui s'insère.

A ce niveau, la condensation du système libéro-ligneux commence à s'opérer. La communication disparaît entre les faisceaux latéraux antérieurs *al, al'* et les groupes latéraux postérieurs *pl, pl'*. Ceux-ci commencent à s'isoler eux-mêmes et à se séparer du faisceau médian postérieur, et sauf les dimensions encore assez grandes des groupes latéraux postérieurs *Pl, Pl'*, sauf également l'orientation des faisceaux stipulaires *fst, fst'*. dont la pointe ligneuse est maintenant tournée vers le côté postérieur *fm*, la tige a repris la symétrie que nous lui avions trouvée dans l'entre-nœud supérieur.

Il est facile de résumer cet ensemble de faits. Considérons un plant de *Vicia* portant trois feuilles du côté antérieur A_1, A_2, A_3, et trois du côté postérieur, P_2 P_4 P_6. Soit A_1, la feuille la plus basse et P_4 la feuille dont nous étudions l'insertion. Un peu au-dessus de P_4, le faisceau médian postérieur venant de P_6 s'est bifurqué A.

Digitized by Google

ce moment s'insère la feuille P_4 avec cinq faisceaux : un médian, deux latéraux, deux marginaux.

Le médian descend verticalement jusqu'au-dessous de P_3, où il se bifurque.

Les deux latéraux, après s'être rapprochés du médian à la base du pétiole, s'écartent et vont se joindre aux latéraux postérieurs, avec les demi-faisceaux provenant de P_4 et les stipulaires marginaux provenant de A_3.

Les marginaux se ramifient dans la stipule et parcourent ensuite obliquement l'entre-nœud compris entre P_4 et A_3. A la hauteur de A_3 ces marginaux, venus de la feuille postérieure P_4 se fondent dans le faisceau latéral antérieur de A_3.

Ainsi chacune des trois sortes de faisceaux provenant de la feuille P_4 s'insère à des hauteurs différentes : les latéraux au niveau de P_4, les marginaux au niveau de A_3, le médian au niveau de P_3.

(*A suivre*).

Digitized by Google

REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE

PARUS DE 1897 A 1902 (*Suite*).

Chez *Raphanus*, la structure de la racine se continue dans la tigelle et dans la base des cotylédons. Ces derniers ont donc l'apparence d'une portion de racine. Mais en allant de la base au sommet du cotylédon, le protoxylème se réduit progressivement et disparaît ; le métaxylème cesse à son tour, de sorte qu'au sommet il n'existe plus que le bois secondaire ; la structure foliaire est alors réalisée. Dans les autres feuilles et dans la tige, les premiers vaisseaux se développent en direction centrifuge et correspondent au métaxylème ou aux formations secondaires.

Dans le Haricot, la structure primaire de la racine disparaît au bas de la tigelle. A sa base, la racine émet quatre radicelles qui emportent une partie du protoxylème ; l'autre partie de ce protoxylème se continue dans la tige, mais sur un trajet très court, ses vaisseaux étant successivement frappés d'arrêt de développement. Au niveau où la tige sort du sol, les premiers vaisseaux apparus appartiennent au métaxylème. Avant d'atteindre les cotylédons, le métaxylème a disparu à son tour. Cette accélération du développement se produit désormais dans la tige et les feuilles.

Chez *Triglochin palustre* (Monocotylédone), la moitié du système conducteur de la racine (un faisceau ligneux et deux demi-faisceaux libériens) subit un arrêt dans sa différenciation, l'autre moitié se continue dans le cotylédon, mais le protoxylème y disparaît petit à petit et est peu à peu remplacé par du métaxylème, de sorte qu'à un certain niveau du cotylédon, la structure superposée se trouve réalisée. La première feuille se forme là où cesse la différenciation de la moitié des faisceaux de la racine. La disposition superposée se montre dès le début et un raccord s'opère ; dès ce moment, le faisceau radiculaire paraît se continuer dans la feuille. L'union des vaisseaux s'établit de telle façon que le premier vaisseau foliaire continue le dernier vaisseau radiculaire. Il n'existe encore à ce moment aucune trace de tige. Chez l'Oignon les choses sont à peu près identiques, mais là les vaisseaux centripètes se développent dans la base du cotylédon et sont plus tard *résorbés* sans laisser de trace.

Chez *Pinus maritima*, les trachées initiales disparaissent les premières en montant de la radicule vers les cotylédons, les vaisseaux

Digitized by Google

suivants montent d'autant plus haut qu'ils sont plus tardifs, ils viennent former le couple du cotylédon correspondant; le canal sécréteur pénètre aussi dans le cotylédon. Certains cotylédons, ceux qui ne sont pas situés en face d'un cordon ligneux de la racine, ne reçoivent qu'un seul faisceau ligneux dépourvu de canal sécréteur et naissant au-dessus de la radicule. Ces cotylédons sont d'origine plus récente que les autres et correspondent aux feuilles de la gemmule des Angiospermes.

Chauveaud déduit des faits ci-dessus qu'on ne peut expliquer la tige et la racine en prenant pour point de départ la structure de la feuille. C'est pour lui le contraire qui est vrai : le point de départ du tissu conducteur doit être cherché dans la radicule.

Polystélie, Schizostélie. — Gwynne-Vaughan (1) étudie la polystélie dans le genre *Primula*. Le jeune cylindre central de *P. japonica* et *P. involucrata* est dépourvu de moelle, ce n'est qu'après la sortie des faisceaux des premières feuilles (de la 4e à la 8e) que la structure dite gamodesme par Van Tieghem est réalisée. A ce moment il y a un manchon libéroligneux collatéral, perforé au-dessus du départ des faisceaux foliaires et pourvu d'un endoderme interne en continuité avec l'endoderme externe sur le bord des lacunes foliaires. Plus tard il existe en outre un bois et un liber internes et la structure est devenue polystélique dans la terminologie de Van Tieghem. Les traces foliaires subissent des variations parallèles dans leur constitution : les cordons vasculaires des pétioles des premières feuilles sont collatéraux, ceux des feuilles suivantes ont une structure concentrique (stèle de Van Tieghem). Vers le sommet de la tige développée, le liber et le bois de la face interne de ces prétendues stèles disparaissent graduellement. L'auteur considère la gamostélie comme un type plus ancien que la polystélie.

Jeffrey (2) s'occupe de la polystélie et de la schizostélie. Il confirme pour *Primula auricula* et *P. farinosa* les faits mis en évidence par Gwynne-Vaughan chez *P. japonica* et *P. involucrata*. Chez *P. farinosa*, la feuille ne reçoit qu'un faisceau ; au départ du faisceau de la première feuille, le péricycle pénètre par la brèche ainsi produite jusqu'à l'axe et forme un commencement de moelle. La moelle se constitue ains progressivement par la pénétration des tissus extérieurs au liber à travers les lacunes foliaires (les choses se passeraient de même chez *Pteris aquilina*, à cette différence près que le liber s'insinue aussi). Jeffrey étudie ensuite d'autres Dicotyléones *Gunnera* et *Parnassia* et conclut que le type dit polystélique, pas plus chez les Angiospermes que chez les Cryptogames vasculaires, n'est le résultat d'une bifurcation répétée du cylindre central et qu'il faut abandonner les termes de polystélie et de gamostélie.

(1) Gwynne-Vaughan : *Polystélie and the genus Primula* (Ann. of Bot., 1897).
(2) Jeffrey : *The morphologie of the central cylinder in the Angiosperms* (Trans. Canad. Inst., 1900).

Digitized by Google

Parmi les types astéliques ou schizostéliques de Van Tieghem, il examine diverses Renonculacées et Nymphéacées. Chez *Ranunculus acris*, le système conducteur est au début un tube libéroligneux percé au départ des faisceaux foliaires. A la naissance des premières feuilles qui sont unifasciculées, l'écorce et l'endoderme (très nettement caractérisé) font hernie à l'intérieur du cylindre central à travers la lacune foliaire. Les feuilles suivantes empruntent trois faisceaux : le médian laisse dans l'anneau vasculaire une large ouverture par où pénètrent l'écorce et l'endoderme, les latéraux ne font qu'une légère brèche entièrement envahie par le péricycle. Au-dessus de l'origine d'un certain nombre de feuilles, le système conducteur de la tige se trouve découpé en faisceaux collatéraux entourés chacun d'un endoderme spécial. La portion interne des endodermes disparaît parfois dans les entrenœuds *(Ran. repens)*. L'auteur signale la présence d'un endoderme interne chez des Anémones qui semblaient avoir une structure normale. Toutes les espèces de *Nymphoea* étudiées ont au début un cylindre central sans moelle, mais rapidement des ruptures se produisent qui le divisent en un grand nombre de faisceaux anastomosés ayant souvent une structure concentrique, la structure schizostélique n'est en définitive qu'un cas particulier de la structure dite polystélique.

Jeffrey pense que la structure habituelle des Dicotylédones (type monostélique de Van Tieghem) dérive de la structure dite schizostélique, par disparition de l'endoderme interne, disparition que l'on observe chez diverses Renoncules. Le parenchyme axile est considéré par Van Tieghem comme faisant partie du cylindre central chez les Renoncules monostéliques, comme cortical chez les Renoncules schizostéliques. Strasburger aime mieux le considérer comme toujours intrastélaire. Jeffrey dit que, dans tous les cas, même dans la tige normale, la moelle est d'origine extrastélaire, en d'autres termes les faisceaux et les tissus qui les accompagnent sont inclus dans un parenchyme fondamental. Les mêmes conclusions s'appliquent aux Monocotylédones, comme permettent de le penser les Aroidées schizostéliques.

En résumé, le type primitif de la tige est un manchon libéroligneux continu percé de trous à la suite de la sortie des faisceaux foliaires et inclus dans un conjonctif qualifié écorce et moelle ; c'est ce que l'auteur désigne sous le nom de *type siphonostélique*. Le type dit polystélique caractérisé par la présence d'un liber interne est nommé *amphiphloïque;* le type dit schizostélique, sans liber interne, est nommé *ectophloïque*. La tige normale monostélique résulte de la disparition du liber et de l'endoderme internes de la siphonostèle.

Le type originel siphonostélique est celui des Angiospermes, des Gymnospermes et des Filicales et doit être regardé comme le résultat d'un renforcement mécanique de la tige ayant à supporter de grandes feuilles. Les lacunes de l'anneau vasculaire correspondent aux points d'origine des faisceaux foliaires. Au contraire chez les Equisétales et

Digitized by Google

Lycopodiales, le manchon primitif est interrompu, non au départ des feuilles, mais à la naissance des branches.

Decrock (1), dans sa thèse sur les Primulacées, étudie la polystélie de l'Auricule et considère l'ensemble des cordons vasculaires caulinaires comme correspondant au cylindre central de la tige normale.

Pitard (2) décrit la polystélie des rameaux floraux dans quelques espèces de Sterculiacées, Bombacées, Clusiacées et Méliacées. La polystélie ne permet pas de conclure à la parenté des espèces qui la présentent.

Worsdell (3) pense qu'il faut chercher la structure primitive de la tige dans les rameaux d'inflorescence et non dans la tige de germination. Les rameaux floraux des Dicotylédones présentent souvent un système fasciculaire épars comparable à celui de la tige des Monocotylédones. Divers pétioles ont des faisceaux épars, alors que la tige possède un cercle unique de faisceaux. L'auteur en conclut que le cylindre central de beaucoup de Dicotylédones, sinon de toutes, dérive du système épars des Monocotylédones. Dans un autre article, l'auteur considère comme type primitif de la tige la stèle solide ou *protostèle*, constituée d'une masse axile de bois entourée d'une zone libérienne. Plus tard apparaît une moelle. De ce type dérivent la *solénostèle*, anneau vasculaire à liber interne et externe, puis la *dialystèle*, anneau précédent divisé en cordons concentriques solides. Les faisceaux collatéraux proviennent de ces derniers par réduction de leur liber interne. L'auteur donne des schémas de toutes ces dispositions (Voir sur le même sujet : tige des Ptéridophytes).

Bouygues (4) signale la structure polystélique dans le pétiole d'un grand nombre d'espèces d'Alchemilles. Certaines espèces présentent cette structure dans toutes leurs feuilles, d'autres seulement dans les feuilles du rhizome, par contre plusieurs d'entre elles ne la possèdent dans aucune de leurs feuilles Dans le pétiole jeune, la zone corticale a ses recloisonnements tous perpendiculaires à la surface, la zone centrale recloisonnée en tous sens laisse reconnaître des massifs de petites cellules, ébauches d'autant de stèles ; le liber y apparaît sous forme d'îlots disposés en couronne complète, au milieu se développent les éléments ligneux rayonnant autour d'un pôle unique et formant un cordon massif. A la base du pétiole, les stèles sont remplacées par des méristèles indépendantes, se continuant dans la tige (hab. 3 à 5). Ces méristèles se développent comme les stèles, mais le liber et le bois de

(1) Decrock : *Anatomie des Primulacées* (Ann. Sc. nat., Bot., 8e S., t. 13).

(2) Pitard : *Sur la Polystélie chez les Sterculiacées* (Actes Soc. Linn. Bordeaux, 1900).

(3) Worsdell : *The nature of the vascular system in the stem of certain Dicotyledonous orders* (Ann. of Bot., 1902). — *The evolution of the vascular tissue of plants* (Bot. Gaz., t. 34, 1902).

(4) Bouygues : *Sur la polystélie du pétiole du genre Alchemilla* (Actes Soc. Linn. Bordeaux, 1900 et 1901). — Id. *Sanguisorba canadensis* (Id., 1900).

Digitized by Google

leur région supérieure sont remplacés par du collenchyme. L'auteur dit que l'anneau libéroligneux, le péricycle et l'endoderme de la tige sont formés par la réunion des méristèles pétiolaires. Le pétiole de *Sanguisorba canadensis* possède huit faisceaux normaux disposés en arc, mais vers le sommet du pétiole, l'un des faisceaux prend une structure de stèle.

Racine. — L'origine des éléments des faisceaux est étudiée par Pirotta et Buscalioni (1) dans la racine des Monocotylédones. Les vaisseaux apparaissent dans l'ordre centrifuge, tandis que leur différenciation est centripète. Pirotta (2) distingue dans les racines de ces plantes deux sortes de vaisseaux : les rayons vasculaires et les vaisseaux centraux. Le plérome apical se différencie en trois régions : extérieurement le péricambium, au milieu le parenchyme procambial, intérieurement le parenchyme central. Les premiers vaisseaux se forment dans le parenchyme central et en ordre centrifuge, ils sont sans relation avec les vaisseaux des rayons. Les rayons vasculaires se développent beaucoup plus tard dans le parenchyme procambial où ils alternent avec les faisceaux libériens, et se forment du centre vers la périphérie. La lignification suit un ordre inverse (vaisseaux étroits, v. larges, v. centraux). Buscalioni (3) est du même avis. Mais il distingue plusieurs catégories de vaisseaux. Le cylindre central peut avoir la même origine que l'écorce.

Les feuilles de *Gasteria* donnent naissance à des racines adventives, provenant d'après La Floresta (4) d'une assise de cellules correspondant au péricycle de la tige. L'assise se dédouble en deux : une interne qui donne un réseau radicifère, une externe d'où proviennent les initiales du cylindre central, de l'écorce et de la coiffe. Le disque d'insertion est très large. La poche digestive manque ; c'est la coiffe qui en remplit le rôle. L'union avec le système conducteur de la feuille se fait par l'intermédiaire de trachéides. Ces racines adventives n'ont jamais de structure secondaire, ni de fibres scléreuses.

Après un court aperçu sur l'influence exercée par les conditions externes et internes sur l'état du système radiculaire en général. Busgen (5) recherche les caractères des racines des arbres : mode de ramification des mycorhizes, état et croissance des racines. Le système

(1) Pirotta et Buscalioni : *Sull' origine degli elementi vascolari nell' apice vegetative della radice delle Monocotiledoni* (Rendiconti Ac. Lincei, 1897).

(2) Pirotta : *Origine e differenziazione degli elementi vascolari delle Monocotiledoni. Note prev.* (Atti R. Ac. Lincei, 1902).

(3) Buscalioni : *Sull' anatomia del cilindro centrale nelle radice delle Monocotiledoni. Nota prev.* (Malpighia. 1902).

(4) La Floresta : *La formazione di radici adventizie nelle foglie di Gasteria* (Contr. Biolog. veg. edita da Borzi, Palerme, 1902).

(5) Büsgen : *Einiges über Gestalt und Wachsthumsweise des Baumwurzeln* (Allg. Forst-und Jagdzeitung von Lorey, Frankfurt-am-Mein, 1901).

Digitized by Google

radiculaire du Frêne se compose de longues et vigoureuses racines, propres à aller chercher l'eau au loin (économie radiculaire extensive), tandis que le Hêtre possède un très grand nombre de radicelles minces et courtes (économie intensive). L'Erable produit de courtes racines sans coiffe, comme le Marronnier. La deuxième partie est consacrée à l'étude de la périodicité de la croissance des racines pour le Frêne, le Hêtre, l'Erable, le Chêne et l'Epicéa. Les résultats obtenus sont comparés à ceux de Resa, Wieler et Petersen. Ils montrent que la plupart des racines croissent surtout en juin et en octobre ; les mois de juillet et d'août sont peu favorables à la croissance. Beaucoup de racines s'allongent aussi en mars et en novembre-décembre. Chez les Conifères, la brunissure du sommet des racines indique un arrêt de développement en hiver. Il y a coïncidence entre l'époque de la croissance des organes aériens et celle des organes souterrains. L'arrêt observé dans les racines en juillet et août correspond à un temps de pose de la croissance des rameaux feuillés. Ce fait est lié à la grande consommation d'eau qui se produit à ce moment de l'année et est peut-être une réminiscence atavique du repos estival de la végétation sous les climats chauds et secs. La pousse de deuxième sève est donc une manifestation végétative aérienne correspondant au renouveau de l'allongement automnal des racines, bien qu'il n'y ait pas concordance parfaite des deux phénomènes dans le temps. L'auteur étudie ensuite la durée et le mode de fonctionnement des poils absorbants et met en évidence la relation qui existe entre la périodicité de la croissance des racines et les besoins de l'arbre.

Freidenfelt (1), dans un travail sur les racines des plantes herbacées, se demande, étant donné les trois fonctions principales de ces organes, absorption, fixation, mise en réserve, quelle est au point de vue biologique la forme la mieux adaptée à l'accomplissement de ces fonctions. Pour l'absorption, la condition la plus avantageuse, puisqu'elle donne la plus grande surface, est la richesse de la ramification et la minceur des radicelles. La fixation la meilleure est réalisée par une racine pivotante portant des radicelles sur toute sa longueur. La mise en réserve demande une racine massive. L'auteur examine l'influence des facteurs extérieurs sur la manière d'être des racines et donne un aperçu des types biologiques qu'on peut établir. Il distingue les types suivants :

I. — Formes de la racine principale : 1° Type rudéral. Racine principale se résolvant immédiatement en un système de racines absorbantes très développé et étalé surtout dans les couches supérieures du sol (mauvaises herbes annuelles des champs). A ce type se rattachent aussi les demi-parasites tels que *Euphrasia*, les plantes des bois telles que *Impatiens*, des formes hydrophiles telles que les Renonculacées

(1) Freidenfelt : *Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen* (Flora, t. 91, 1902).

Digitized by Google

annuelles ; 2° Type central. Racine principale pénétrant d'abord dans le sol sans se ramifier, radicelles plus fortes ne se résolvant pas entièrement en racines absorbantes (mauvaises herbes plus développées, comme *Solanum nigrum*) ; 3° Type pivotant. Système radiculaire pénétrant profondément, racine principale non fragmentée en racines absorbantes (plusieurs sous-types : *Polygonum aviculare*, *Campanula Rapunculus*, *Plantago* et *Primula*).

II. — Formes des racines adventives dans les plantes mésophiles et xérophiles : 1° Type absorbant multiple. Racines adventives immédiatement subdivisées en un système de fines radicelles absorbantes (*Begonia*, *Gloxinia*) ; 2° Type pivotant. Toutes les racines adventives (*Urtica*) ou certaines d'entre elles (*Amsonia*) jouent le rôle de pivots ; 3° Type intermédiaire entre les deux précédents (*Datisca*) ; 4° Type absorbant. Racines adventives plus ou moins grêles, pénétrant peu profondément, habituellement sans accumulation de réserves, subdivisé en plusieurs sous-types (*Paris ; Gagea*, *Hyacinthus ; Carex*) ; 5° Type fixateur. Racines plus ou moins pénétrantes et résistantes, normalement transformées en organes de réserve, plusieurs sous-types (*Ophrydées*, *Epipactis*, *Podophyllum*, *Asparagus*, *Helleborus*, *Silphium*, *Carex arenaria*).

III. — Formes des racines adventives dans les plantes hydrophiles avec radicelles richement ramifiées (*Juncus*) ou simples (*Nymphoea*) ou sans radicelles (*Lobelia*).

Après un exposé des caractères anatomiques correspondants, l'auteur donne une longue bibliographie.

La racine de *Casuarina* possède trois initiales, d'après Morini (1). La structure est normale, de type 4. Le péricycle, représenté par une assise de cellules, se dédouble en face des faisceaux ligneux. Les radicelles proviennent d'une cellule externe du péricycle en dehors du bois et sont coiffées par l'endoderme qui joue le rôle de poche digestive. Dès la première année apparaît un périderme péricyclique à phelloderme abondant, ainsi que du liber et du bois secondaires. Le bois est formé de vaisseaux ouverts, de trachéides et de très nombreuses fibres. Le liber secondaire est presque sans stéréome.

Janczewski (2) étudie les racines des Anémones. Lorsque le rhizome est convenablement adapté au rôle de magasin de réserve, les racines sont réduites à leur fonction habituelle et demeurent minces en conservant leur structure primaire comme cela arrive dans la section *Sylvia*, elles peuvent même être fugitives. Mais lorsque la tige ne suffit pas à l'accumulation des substances nutritives, les racines s'épaississent à

(1) Morini : *Contributo all' anatomia della radice delle Casuarine* (Mem. Ac. Bologna, 1897).

(2) Janczewski : *Etude morphologique sur le genre Anemone L., ch. 3°, Racine* (Rev. gén. de Bot., t. 9, 1897).

Digitized by Google

l'aide d'un tissu générateur secondaire. C'est ce qu'on observe dans la section *Oriba*, où indépendamment d'espèces à racines grêles, on trouve *A. palmata* par exemple, qui, à côté de racines minces, en présente d'autres charnues et vivaces secondant le rhizome dans l'emmagasinement des réserves.

Les Euphorbes cactiformes possèdent, d'après GAUCHER (1), des racines longues fixatrices sans poils absorbants et des racines courtes, couvertes de poils et se détachant tout entières quand leur rôle est terminé. Les longues racines se font remarquer par le grand développement du liège, la réduction du parenchyme cortical et du liber, le nombre et la largeur des laticifères abondants partout et le développement du bois à vaisseaux peu larges. Les racines absorbantes ne présentent pas de formations secondaires. Toutes leurs cellules externes sont transformées en poils absorbants. Les laticifères sont énormes et abondamment ramifiés dans l'écorce. Leurs membranes montrent de petites ponctuations.

GILLAIN (2) donne la structure anatomique des racines chez les Palmiers et les Pandanées, à peu près constamment dépourvues de poils absorbants.

TROTTER (3) décrit les tubercules radicaux de *Datisca cannabina*. Les cellules de la masse fondamentale dépourvues d'amidon ont un noyau volumineux hypertrophié et sont occupées presque entièrement par des Bactéries ressemblant au *Bacillus radicicola* de Beyerinck. Il ne s'agit cependant pas d'une Légumineuse. Engler classe le *Datisca* parmi les Pariétales.

MAIGE et GATIN (4) étudient les tubercules qui se développent à la base des racines adventives de *Thrincia tuberosa*. La partie voisine du point d'insertion de ces racines sur la tige s'épaissit considérablement grâce au fonctionnement d'assises génératrices spéciales. A l'assise génératrice libéroligneuse normale se substituent bientôt plusieurs assises séparées entourant chaque faisceau de bois primaire et affectant la forme d'un cercle ayant pour centre le pôle ligneux de ce faisceau. Il se forme ainsi des cordons ressemblant à autant de stèles, englobés dans le conjonctif primaire cellulosique. Il apparaît du liège au-dessous de l'assise subéreuse. C'est dans les tissus secondaires que sont localisés les réserves d'inuline. Cette substance manque complètement à la partie de la racine non tuberculisée.

(1) Gaucher : *La racine des Euphorbes cactiformes* (Journ. de Bot., t. 13, 1899).

(2) Gillain : *Beitr. zur Anatomie der Palmen-und Pandanaceenwurzeln* (Bot. Centralbl., t. 83, 1900).

(3) Trotter : *Intorna a tubercoli radicali di Datisca cannabina L. Nota prev.* (Bull. Soc. Bot. Italian., 1002).

(4) Maige et Gatin : *Sur la structure des racines tuberculeuses du Thrincia tuberosa* (C. R. Ac. Sc., t. 134, 1902).

Digitized by Google

Muller (1) fait connaître la structure des racines assimilatrices d'une Orchidée, *Taeniophyllum Zollingeri*, dont la dorsiventralité est très accusée. Le voile formé de deux assises ne se conserve qu'à la face inférieure. L'assise suivante protège l'organe contre les pressions mécaniques et la transpiration, après la chute du voile; aussi est-elle plus développée à la face supérieure. L'assise est constituée de plusieurs sortes de cellules : 1° cellules longues dont les membranes sont formées de couches alternativement subérisées ou non; la lamelle moyenne est lignifiée; 2° cellules courtes situées aux angles des précédentes et n'existant qu'à la face ventrale; leur membrane est faiblement subérisée; dans les racines âgées, elles peuvent être obstruées par des cellules corticales sans chlorophylle et à membrane subérisée; 3° cellules-pneumathodes à parois minces et disposées en deux séries longitudinales à la face inférieure. Elles se remplissent d'air. Près des pneumathodes, les cellules corticales possèdent un gros noyau, mais sont dépourvues de chlorophylle. Ce sont ces dernières que Janczewski nomme aquifères; 4° Entre les cellules précédentes existent encore des éléments à membranes minces et pénétrant dans l'écorce subérisée pour assurer la transpiration. Le parenchyme cortical contient des cellules à chlorophylle, des cellules à raphides (qui sont vraisemblablement des cellules aqueuses), des cellules ponctuées. On trouve aussi des cellules cicatricielles sans chlorophylle et subérisées. L'endoderme comprend des cellules à parois épaisses et des cellules de passage, ces dernières manquent aux faces latérales. Bien qu'exposées au soleil, ces racines n'ont pas de palissades; les stomates y sont remplacés par les pneumathodes.

Pearson (2) décrit la germination de *Bowenia spectabilis*. Les cotylédons restent inclus dans l'albumen, la structure de la plantule ne présente rien de particulier. Le passage de la racine (à cinq faisceaux) à la tige trifasciculée se fait par disparition de deux faisceaux libériens et soudure des faisceaux ligneux qu'ils séparaient. Dans la plante plus âgée, la racine principale émet à sa base des racines coralloïdes négativement géotropiques et sortant du sol. Ces racines ont la structure normale, mais l'assise externe est formée de cellules allongées radialement comme des poils; cette assise est plus tard exfoliée par le liège. L'origine des racines dressées et de leurs ramifications ultérieures est endogène. Il y a dans l'écorce interne des racines un anneau de lacunes qui se trouve occupé par des colonies d'Algues (*Anaboena*).

Westermaier (3) déclare que les pneumatophores (racines-asperges)

(1) Muller : *Ueber die Anatomie der Assimilations-Wurzeln von Taeniophyllum Zollingeri* (Sitzungsber. K. Ak. Wiss. Wien, 1900).

(2) Pearson : *Anatomy of the seedlings of Bowenia spectabilis Hook* (Ann. of Bot., t. 12, 1898). — *Apogeotropic roots of Bowenia spectabilis* (Brit. Assoc. adv. Sc. Bristol, 1898).

(3) Westermaier : *Zur Kenntniss der Pneumatophoren. Bot. Unters. im Anschluss an einer Tropenreise* (Freiburg, Schweiz (Veith) 1900).

Digitized by Google

de *Sonneratia acida* ne sont pas de vraies racines ; ce sont plutôt des tiges ou des organes particuliers (pas de vraie coiffe, développement général des faisceaux primaires). Il met en doute le rôle aspirateur que leur attribue Gœbel.

Brenner (1) étudie les racines dressées dans l'air de *Avicennia tomentosa*. Ces racines-asperges, lisses à l'état jeune, deviennent bosselées grâce à l'apparition de lenticelles. L'écorce primaire des exemplaires lisses est plus ou moins complètement remplacée dans les racines âgées par un phelloderme extrêmement lacuneux qui produit des organes semblables à des lenticelles. Beaucoup de cellules de l'écorce primaire et du phelloderme montrent sur leurs membranes des épaississements en forme de cordons qui se continuent d'une cellule à l'autre. Dans les lacunes périphériques du phelloderme apparaissent des poils offrant aussi des cordons d'épaississement diversement contournés. Quant aux racines souterraines, le tissu cortical y disparaît remplacé dans sa fonction par un tissu secondaire formé par la région libérienne.

(1) Brenner : *Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa* (Ber. deutsch. bot. Ges., t. 20, 1902).

(*A suivre*). H. Ricôme.

Digitized by Google

TABLE DES ARTICLES ORIGINAUX

Pages

Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres (avec treize figures dans le texte). Deuxième mémoire, par M. Leclerc du Sablon 5, 82

Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige (avec soixante-dix-sept figures dans le texte et planches, Pl. 1 à 5 et 14), par M. Léon Flot.

Première partie (suite).

Lonicera Caprifolium (suite).

Chapitre II. — Étude du point végétatif. . . 26

Cornus Sanguinea. 110

Galium cruciata 123

Rubia tinctorum 128

Fraxinus excelsior. 167

Mercurialis annua. 181

Lycopus europæus 183

B. — Plantes à feuilles distiques.

Aristolochia Clematitis 220

Aristolochia Sipho. 233

Ulmus campestris 237

Ampelopsis hederacea 239, 281

C. — Plantes à feuilles alternes.

Phytolacca abyssincca. 311

Asparagus officinalis 312

Ramification des Nervures. — Structure du limbe. . . . 314

Conclusions relatives au mode de naissance des feuilles . 317, 344

Deuxième partie.— Mode de constitution de la tige.

1. Considérations générales. 346

2. Étude de quelques types de structure 347

Evonymus japonicus 347

Lonicera Caprifolium 379, 428, 466

Vicia sativa. 499

Germination des spores d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum*. Nutrition et développement de leurs protone-

Digitized by Google

Pages

mas dans des milieux liquides stérilisés (avec huit figures dans le texte), par M. Paul Becquerel 49

Sur l'anatomie de la galle de l'involucre des Euphorbes (avec trente figures dans le texte), par M. G. Houard . . . 67

Étude morphologique et histologique du *Typhonodorum madagascariense*. Textile de Madagascar (avec cinq figures dans le texte), par M. Pascal Claverie 97

Sur le développement des plantes à chlorophylle à l'abri du gaz carbonique de l'atmosphère dans un sol amidé, à dose non toxique (avec cinq figures dans le texte), par M. Jules Lefèvre.

I. Origine de ces recherches 145
II. Examen critique et historique sur l'emploi des matières organiques du sol 147
III. Vues théoriques sur l'emploi de l'aliment amidé 160
IV. Observations critiques sur le rôle des amidés dans le métabolisme végétal 205
V. Méthodes expérimentales. Appareils 209
VI. Sur le choix des plantes et sur la préparation des terres de culture 212
VI. Sur la toxicité des amides employées. Choix du mélange nutritif et détermination des doses . 217
VII. Premiers essais de végétation en inanition de CO^2 atmosphérique 258
VIII. Epreuves de croissance, en inanition de CO^2 avec sol amidé 260
IX. Épreuves critiques sur le gaz carbonique. . . 276
X. Sur l'accroissement de poids sec des plantes vertes développées à la lumière, en inanition de CO^2 dans un sol artificiel amidé. . . . 302
XI. Sur le rôle de la lumière dans le développement des plantes vertes, à l'abri du CO^2, en sol amidé 305
XII. Conclusions relatives aux lois et aux doctrines biologiques générales. 306

Un procédé de traitement des grains avariés (avec une planche, Pl. 8), par MM. Dassonville et Brocq-Rousseu . 164

Digitized by Google

Pages

Les conditions extérieures et la reproduction chez quelques groupes du règne végétal (analyse des travaux de Klebs) (avec quatre figures dans le texte), par M. G. Seliber . . 193
I. Champignons 194
II. Algues 252, 296
III. Phanérogames 300, 332

Anatomie de la « galle en capsule » de l'*Euphorbia cyparissias* (avec dix-neuf figures dans le texte), par M. C. Houard 241

Sur les membranes cutinisées des plantes aquatiques, par L. Géneau de Lamarlière 289

Sur une ménispermée de Madagascar (avec trois figures dans le texte), par M. Henri Jumelle 321

Action de l'eau sur l'aleurone du Lupin blanc (avec quatre figures dans le texte), par M. H. Joffrin. 327

Observations morphologiques et biologiques sur le genre *Dunaliella* (avec vingt-cinq figures dans le texte et planches (Pl. 6, 6 bis et 7), par M. E. C. Teodoresco. . . 353, 409

Sur l'épiderme des plantes aériennes, par L. Géneau de Lamarlière 372

Sur l'arbre à Chilté rapporté du Mexique par M. Diguet (avec deux figures dans le texte), par MM. Costantin et Gallaud 385

Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées (avec quatre figures dans le texte et cinq planches, Pl. 9 à 13), par M. A. Guilliermond.
Introduction. 392
Oscillariées 401
Rivulariées 447
Nostocées. 449
Interprétation des faits et conclusions . . 451

Contribution à l'étude de la respiration des Bactériacées (avec deux figures dans le texte), par M. P. Gauchery . . 433, 484

Nouvelle contribution à l'étude chimique de la germination du Borassus flabelliformis, par M. C. L. Gatin. . . . 481

Digitized by Google

TABLE DES REVUES

DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

Pages

Revue des travaux d'anatomie parus de 1897 à 1902 (avec figures dans le texte), par M. H. Ricôme.

II. Les Tissus *(suite)*.
Tissu criblé 44
Tissu ligneux 46
Tissu sécréteur. 141, 191

III. Structure générale du corps . . . .
Valeur morphologique de la tige. . . 472
Passage de la racine à la tige. . . 477, 509
Polystélie, Schizostélie. 510
Racine. 513

Revue des travaux de tératologie végétale parus de 1895 à 1899 (avec figures dans le texte), par M. C. Houard *(suite)*

XI. Tératologie du fruit 130

XII. Tératologie de la graine 132

XIII. Production expérimentale et culture des monstruosités 134

XIV. Variation normale et tératologique . . 186

Digitized by Google

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS LE TOME DIX-SEPTIÈME

PLANCHE 1. *Lonicera Caprifolium.*

PLANCHE 2. *Lonicera Caprifolium.* — *Fraxinus excelsior.*

PLANCHE 3. *Cornus sanguinea.*

PLANCHE 4. *Fraxinus excelsior.* — *Ampelopsis hederacea.*

PLANCHE 5. *Phytolacca abyssinica.* — *Asparagus officinalis.*

PLANCHES 6, 6 bis et 7. *Dunaliella.*

PLANCHE 8. Appareil pour le traitement des grains avariés

PLANCHES 9, 10 et 11, 12 et 13. Cytologie des Cyanophycées.

PLANCHE 14. *Helianthus laetiflorus.*

Digitized by Google

TABLE DES ARTICLES ET DES REVUES

PAR NOMS D'AUTEURS

Pages

BECQUEREL (P.). Germination des spores d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum*. Nutrition et développement de leurs protonémas dans des milieux liquides stérilisés. 49

BROCQ-ROUSSEU. (Voyez Dassonville).

CLAVERIE (Pascal). Étude morphologique et histologique du *Typhonodorum madagascariense*, textile de Madagascar . 97

COSTANTIN et GALLAUD. Sur l'arbre à Chilté rapporté du Mexique par M. Diguet 385

DASSONVILLE et BROCQ-ROUSSEU. Un procédé de traitement des grains avariés 164

FLOT (Léon). Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. 26, 110, 167, 220, 281, 311, 344, 379, 428, 466, 499

GALLAUD (I.). Voyez Costantin.

GATIN (G.-L). Nouvelle contribution à l'étude chimique de la germination du *Borassus flabelliformis* 481

GAUCHERY (P.). Contribution à l'étude de la respiration des Bactériacées 433, 484

GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (L.). Sur les membranes cutinisées des plantes aquatiques . . 289

— Sur l'épiderme des plantes aériennes 372

GUILLIERMOND. Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées 392, 447

HOUARD (G.). Sur l'anatomie de la galle de l'involucre des Euphorbes. 67

Digitized by Google

Pages

HOUARD (G.). Anatomie de la «galle en capsule» de l'*Euphorbia Cyparissias* 241

— Revue des travaux de tératologie végétale parus de 1895 à 1899 . . . . . 130, 186

JOFFRIN (H). Action de l'eau sur l'aleurone du Lupin blanc . 327

JUMELLE (H.). Sur une Ménispermée de Madagascar . . . 321

LECLERC DU SABLON. Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres 5, 82

LEFÈVRE (J.). Sur le développement des plantes à chlorophylle à l'abri du gaz carbonique de l'atmosphère dans un sol amidé, à dose non toxique. 145, 205, 258, 302

RICÔME. Revue des travaux d'anatomie parus de 1897 à 1902. 44, 141, 191, 472, 509

SELIBER (G.). Les conditions extérieures et la reproduction chez quelques groupes du règne végétal (Analyse des travaux de Klebs) 193, 252, 296, 332

TEODORESCO (E. C.). Observations morphologiques et biologiques sur le genre Dunaliella. 353, 409

Digitized by Google

TABLE ALPHABÉTIQUE

DES NOMS D'AUTEURS DONT LES TRAVAUX ONT ÉTÉ ANALYSÉS DANS LES REVUES DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

Explication des abréviations : (*a*) Revue des travaux d'anatomie ; (*t*) Revue de travaux de tératologie végétale.

Pages

A

Arbaumont (d') (*t*) 130
Amann (*t*) 190
Ascherson (*t*). 132

B

Baranetsky (*a*) 474
Bernatsky (*t*). 133
Bikkal (*t*). 130
Blankinship et Davenport (*t*). 186
Blankinship (*t*) 189
Bonavia (*t*) 131
Bonnier (*a*) 473, 478
Boodle (*a*). 45
Bouygues (*a*). 512
Bowmann (*t*). 132
Brenner (*a*) 518
Brewster (*t*) 186
Bruyker (de) (*t*). 190
Burkill (*t*) 187
Buscalioni (*a*) 513
Búsgen (*a*) 513

C

Celakovsky (*a*) . . 474, 476, 480
Chauveaud (*a*) . . . 44, 45, 480
Clarke (*t*). 131
Col (*a*). 191
Cole (*t*) 133
Costerus (*t*) 130, 134
— (*a*) 143
Coupin (*t*). 133
Czapek (*a*) 47

Pages

D

Davenport et Blankinship (*t*). 186
Davenport (*t*). 187
Dean (*t*) 132
Decrock (*a*) 512
Duncker (*t*) 187

F

Fernald (*t*) 132
Flot (*a*) 473
Freidenfelt (*a*) 514

G

Gain (*t*) 134
Gaucher (*a*) 192, 516
Gautier (A.) (*t*) 186
Géneau de Lamarlière (*t*) . 132, 134
Gillain (*a*) 516
Grélot (*a*). 191
Grevillius (*t*). 131
Guignard (*a*). 142
Guppy (*t*). 132
Gwynne-Vaughan (*a*) . . . 510

H

Haacke (*t*) 188
Haberlandt (*a*) 142
Heckel (*a*) 141
Herrick (*t*) 130
Hildebrand (*a*) 477
Hill (*a*) 46

Digitized by Google

Pages

I

Inui (*a*) 143
Irgang (*a*) 192

J

Jaccard (*t*) 132
Janczewski (*t*) 132
— (*a*) 515
Jeffrey (*a*) 510
Jost (*a*) 474
Jumelle (*a*) 143

K

Koch (*a*) 45

L

La Floresta (*a*) 513
Léger (*a*) 44
Linsbauer (*a*) 47
Lloyd F. E. (*t*) 133
Longo (*a*) 143
Lucas (*t*) 188
Ludwig (*t*) . . . 187, 188, 189

M

Mac-Keller (*t*) 134
Mac Leod (*t*). 188
Magnus (*t*) 131
Maige et Gatin (*a*) 516
Maúle (*a*). 47
Micheels (*a*) 142
Mirabella (*a*). 143
Mirande (*a*) 45
Montemartini (*a*) 477
Móbius (*a*) 143
Morini (*a*) 515
Múller (*a*). 517

N

Nathansohn (*a*) 46

P

Pearson (*t*) 186
— (*a*) 517
Perrot (*a*). 44
Pirotta (*a*) 513

Pages

Pirotta et Buscalioni (*a*) . . 513
Pitard (*a*). 512
Pledge (*t*). 189
Potonié (*a*) 476
Poulsen (*a*) 192
Prain (*t*) 131
Preyer (*t*). 133

R

Retzer (*t*). 133
Rothert (*a*) 46, 142

S

Sautermeister (*t*) 131
Schellenberg (*a*). 46
Schilbersky (*t*) 130
Schróter (*t*) 131
Stercks (*a*) 478
Strasburger (*a*) 46

T

Tammes (Miss) (*t*) 131
Thompson (*a*) . . . . . .
Tobler (*a*) 474
Tognini (*t*) 133
Trotter (*a*) 516

V

Verschaffelt (*t*) 186
Villani (*a*) 192
Viviand-Morel (*t*) . . . 131, 138
Vogler (*t*). 189
Vries (H. de) (*t*) 135, 136, 137, 138
139, 140, 186, 188

W

Wallace (*a*) . . . . . .
Webster (*t*) 131
Weisse (*t*). 130, 188
Weldon (*t*) 187
Westermaier (*a*). . . . 476, 517
Worsdell (*a*). 512

Z

Zimmermann (*a*) 192

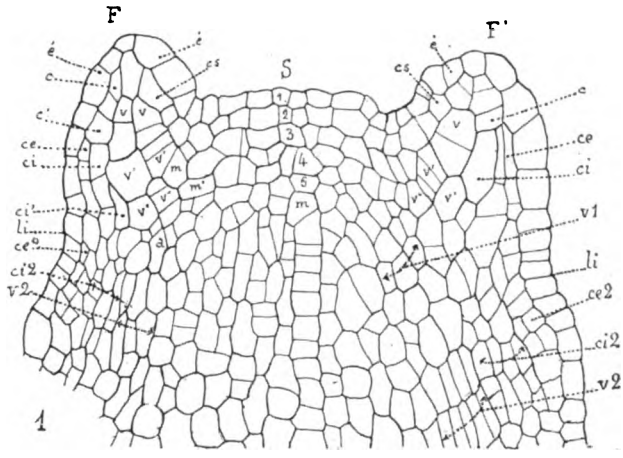
Digitized by Google

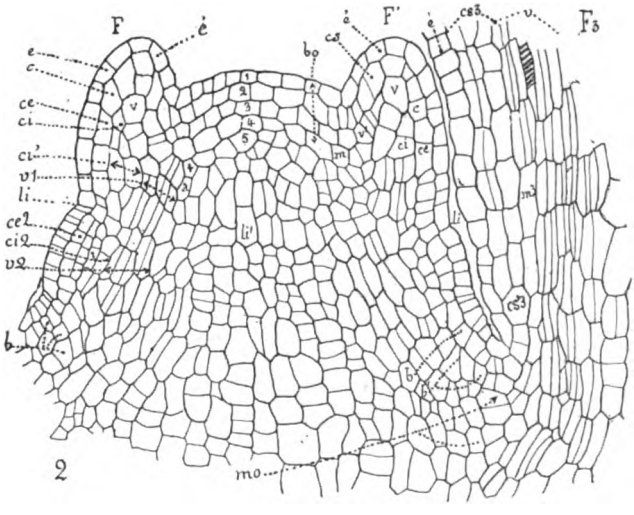
ERRATA

Page 200, ligne 12, *au lieu de* Matruchot, *lire* *Matrouchita.*
— 220, dernière ligne, *au lieu de* fig. 44, *lire* fig. 42.
— 222, ligne 12, *au lieu de* fig. 45, *lire* fig. 43.
— 223, — 24, *après* la future feuille, *ajouter la lettre* φ
— 223, — 25, — le segment foliaire, — φ.
— 223, — 33, — initiales du segment, — φ.
— 224, — 4, — du segment foliaire, — φ.
— 225, — 8, *au lieu de* fig. 56, *lire* fig. 44.
— 226, — 8, — fig. 44, — fig. 42.
— 227, — 3, *après* le segment foliaire, *ajouter la lettre* φ.
— 227, — 7, — le segment foliaire, — φ.
— 227, dans la légende, *au lieu de* fig. 55, *lire* fig. 43.
— 228, lignes 14 et 28, *après* segment, *ajouter la lettre* φ.
— 228, ligne 16, *après* segment foliaire, — φ.
— 228, — 25, *au lieu de* fig. 88, *lire* fig. 46.
— 231, — 15, — fig. 50, — fig. 48.
— 235, — 20, —, fig. 54, — fig. 52.
— 314, 315 et 316, *au lieu de* pl. 6, *lire* pl. 14.
— 363, *au lieu de* (fig. 29 pl. 6 bis) *lire* (fig. 29 pl. 6).
— 365, — (fig. 35 à 36 et 44, pl. 15 et 16) *lire* (fig. 35 à 37 et 44, pl. 6 et 6 bis).
— 365, — (fig. 41-43, pl. 16) *lire* (fig. 41-43, pl. 6 bis).

450 — Lille, imp. Le Bigot Frères. Le gérant, Ch. Tual.

Digitized by Google



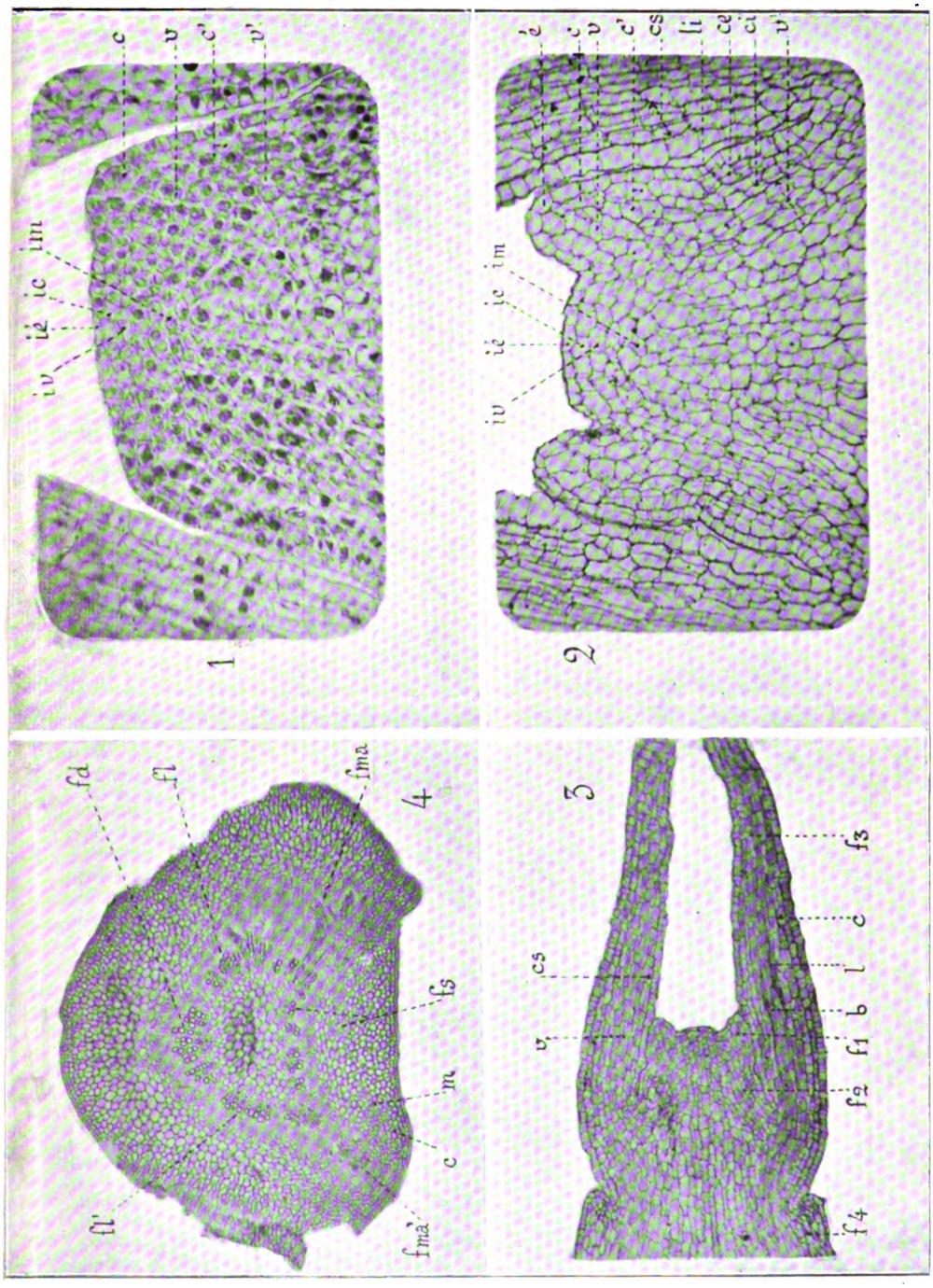


Léon Flot del. *Imp. Le Bigot Frères.* *Bertin sc.*

1 et 2. Lonicera Caprifolium.

Digitized by Google

Digitized by Google

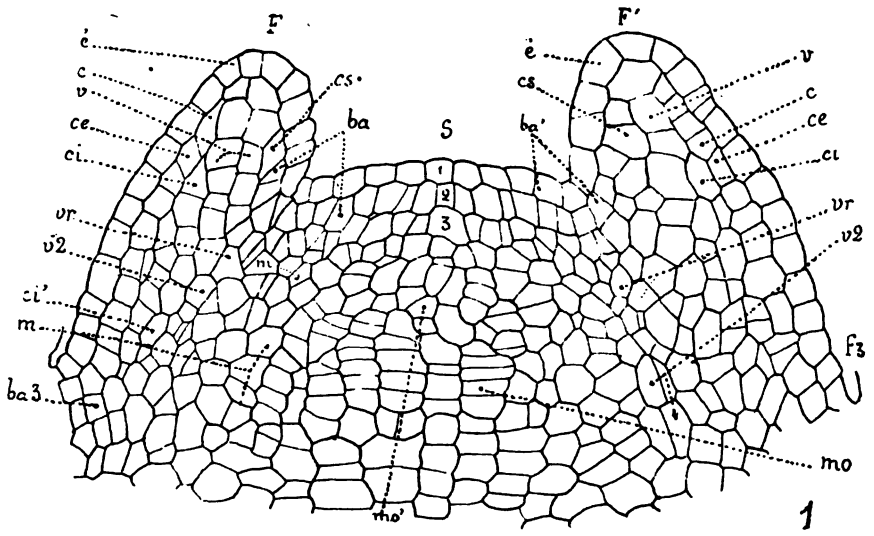


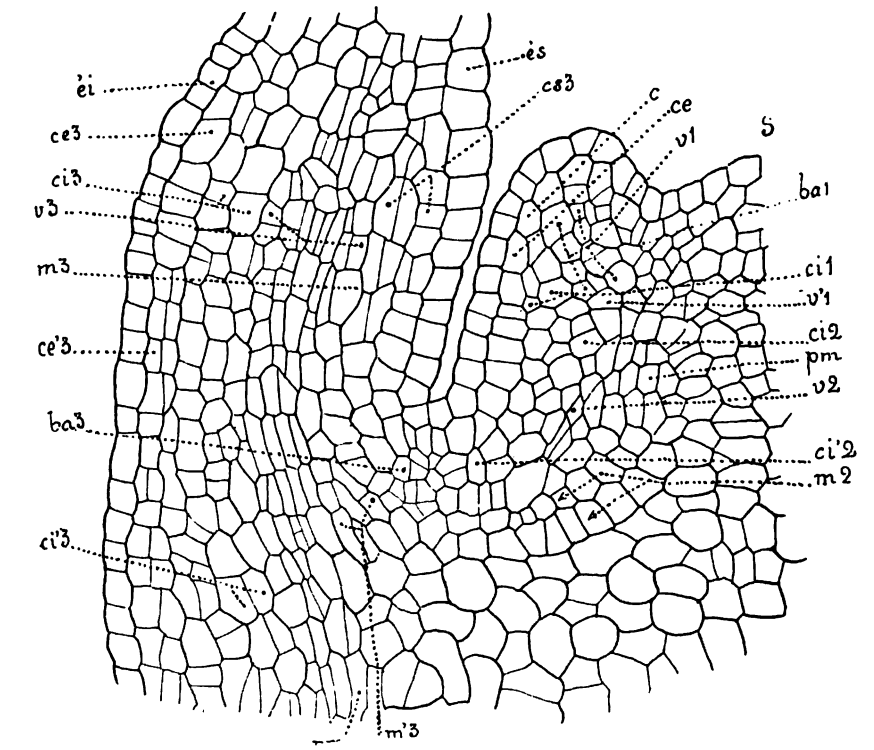
Léon Flot phot. *Imp. Le Bigot Frères.* *Bertin sc.*

1, 2, 3. Lonicera Caprifolium. — 4. Fraxinus excelsior.

Digitized by Google

Digitized by Google



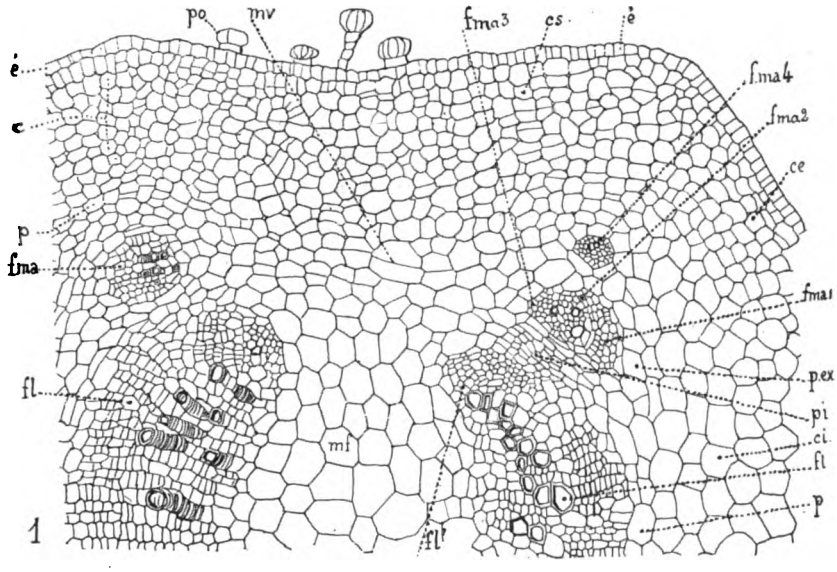


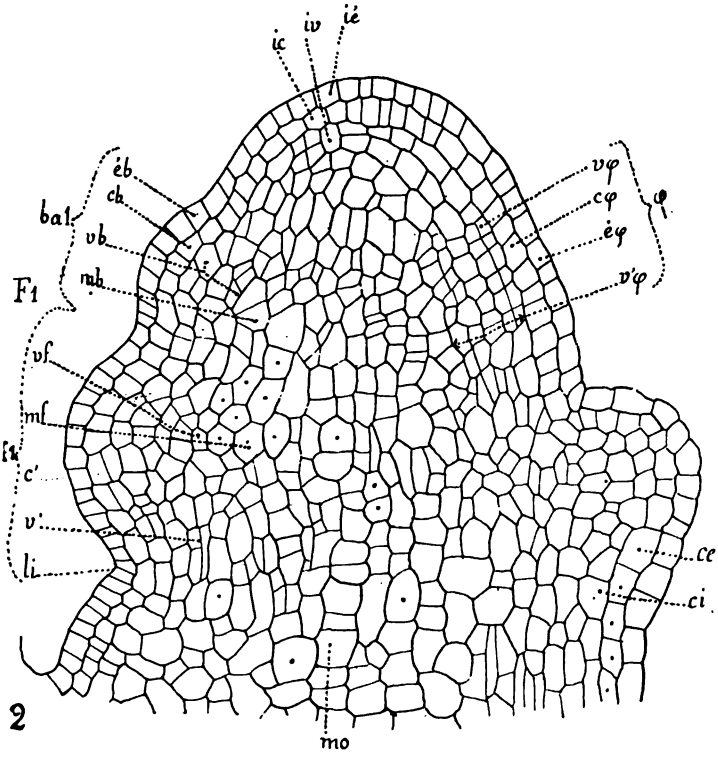
Léon Flot del. *Imp. Le Bigot Frères.* *Bertin sc.*

1 et 2. Cornus sanguinea.

Digitized by Google

Digitized by Google



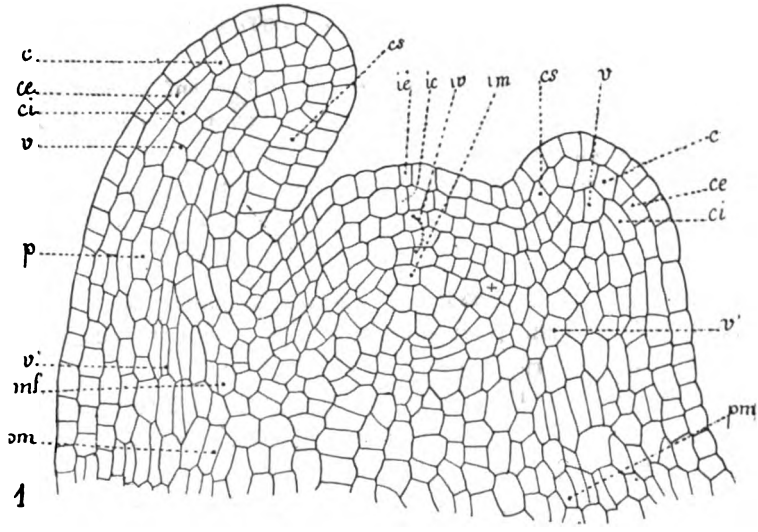


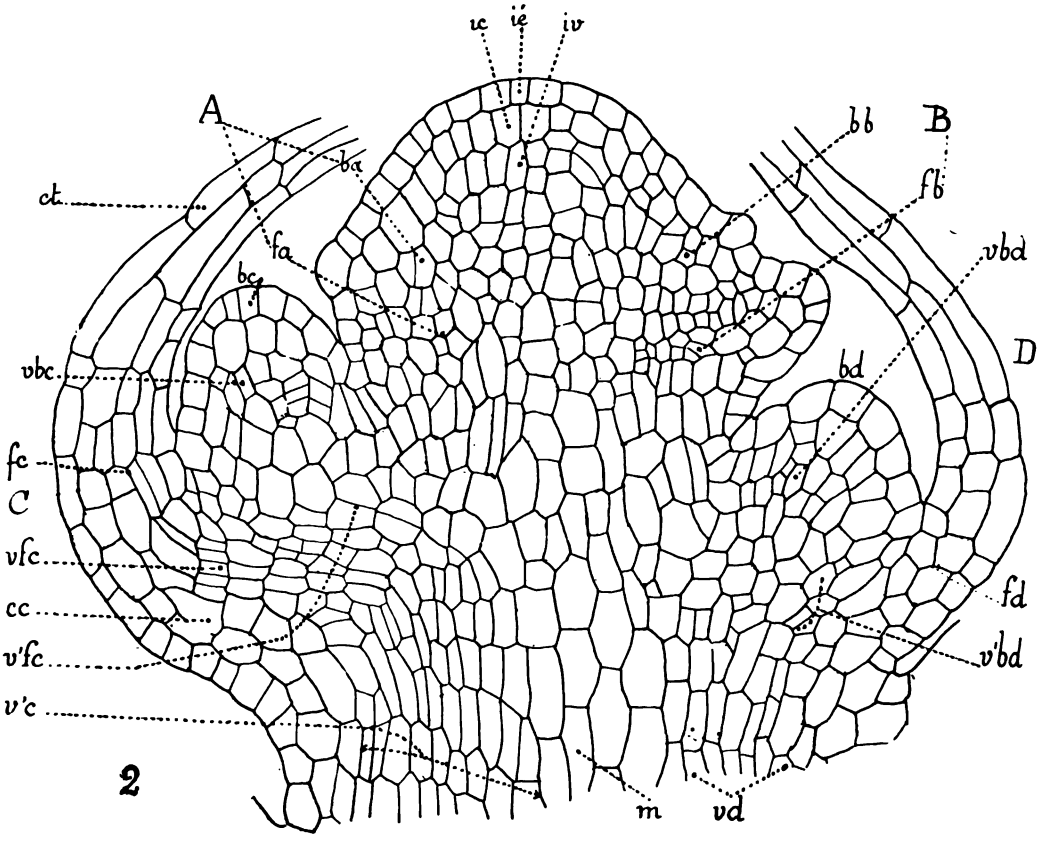
Léon Flot del. *Imp. Le Bigot Frères.* *Bertin sc.*

1. Fraxinus excelsior. — Ampelopsis hederacea.

Digitized by Google

Digitized by Google



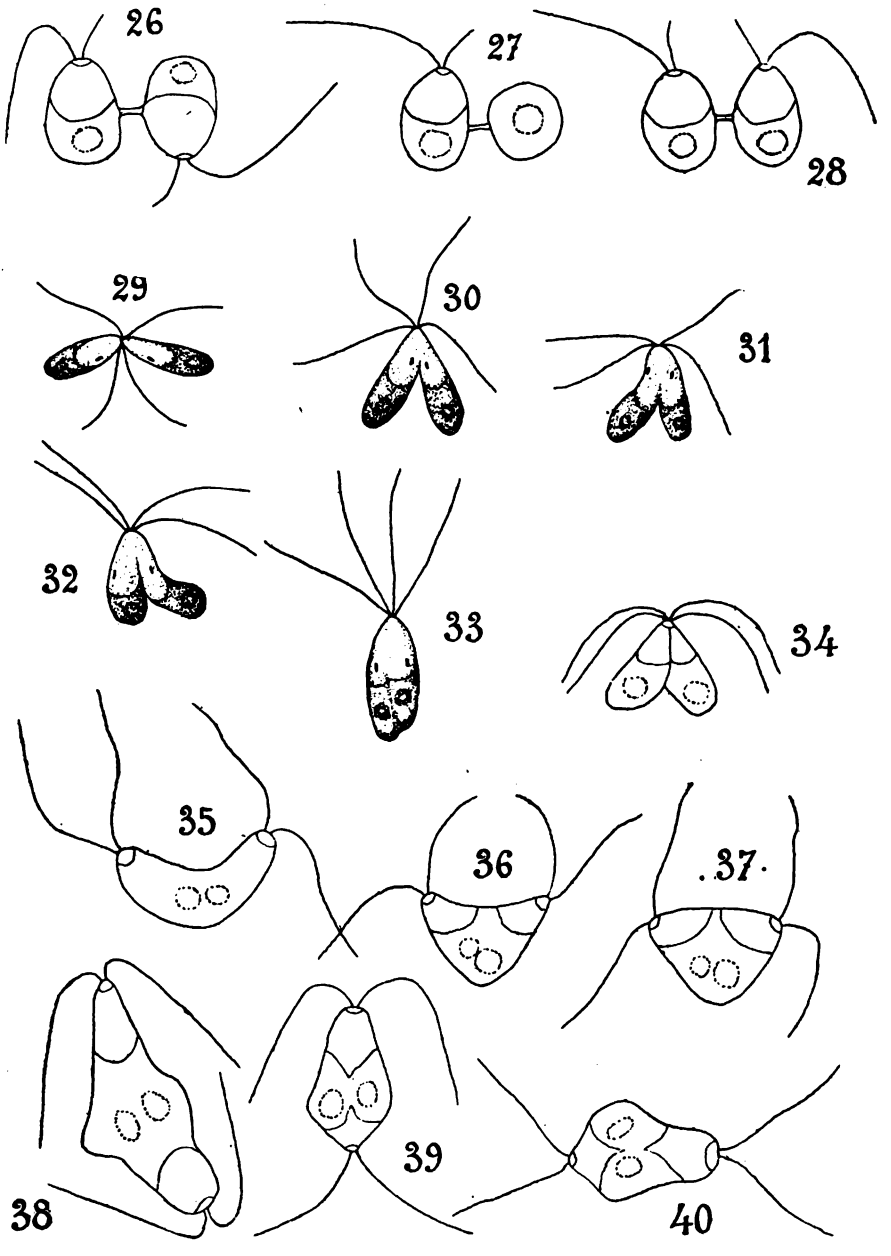


Léon Flot del. *Imp. Le Bigot Frères.* *Bertin sc.*

1. Phytolacca abyssinica. — 2. Asparagus officinalis.

Digitized by Google

Digitized by Google

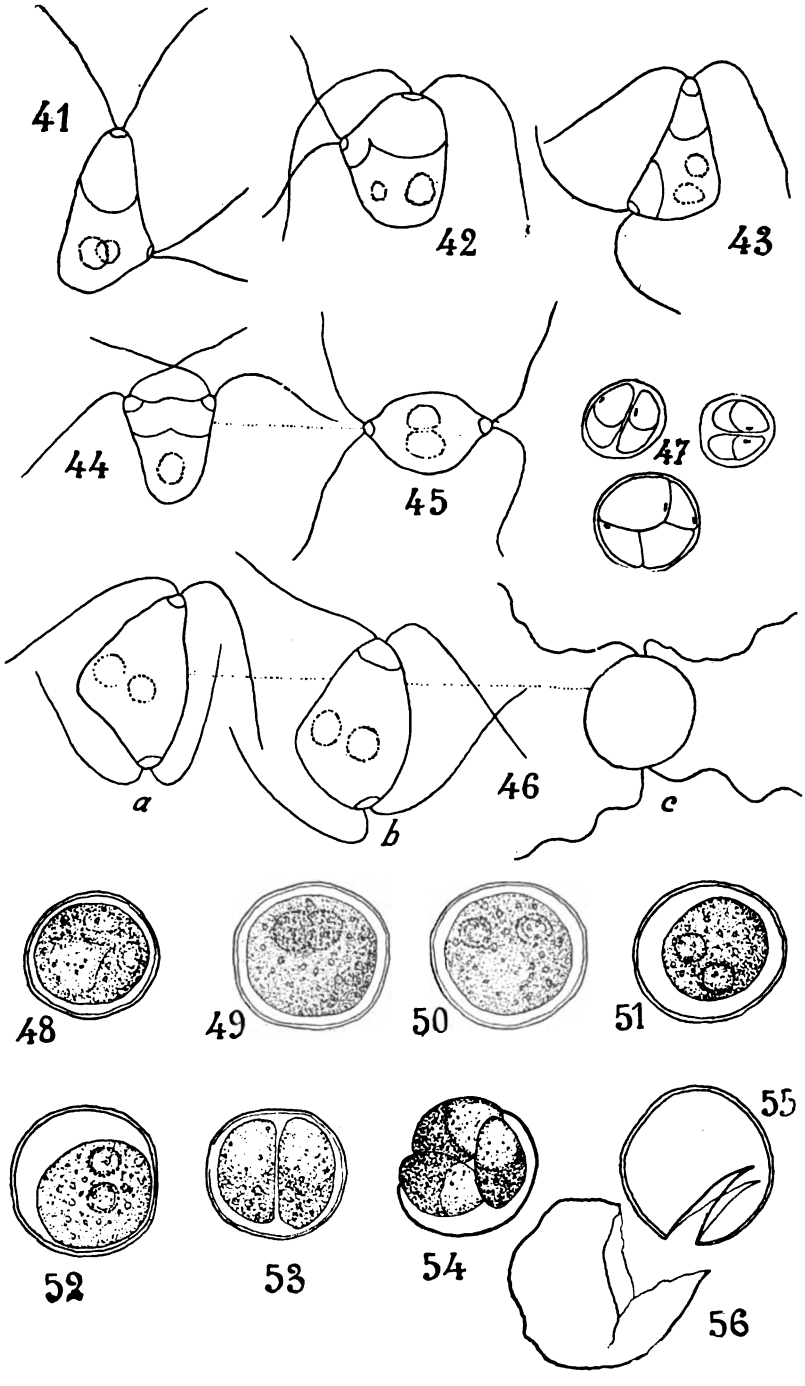


Teodoresco del. *Bertin sc.*

Dunaliella.

Digitized by Google

Digitized by Google

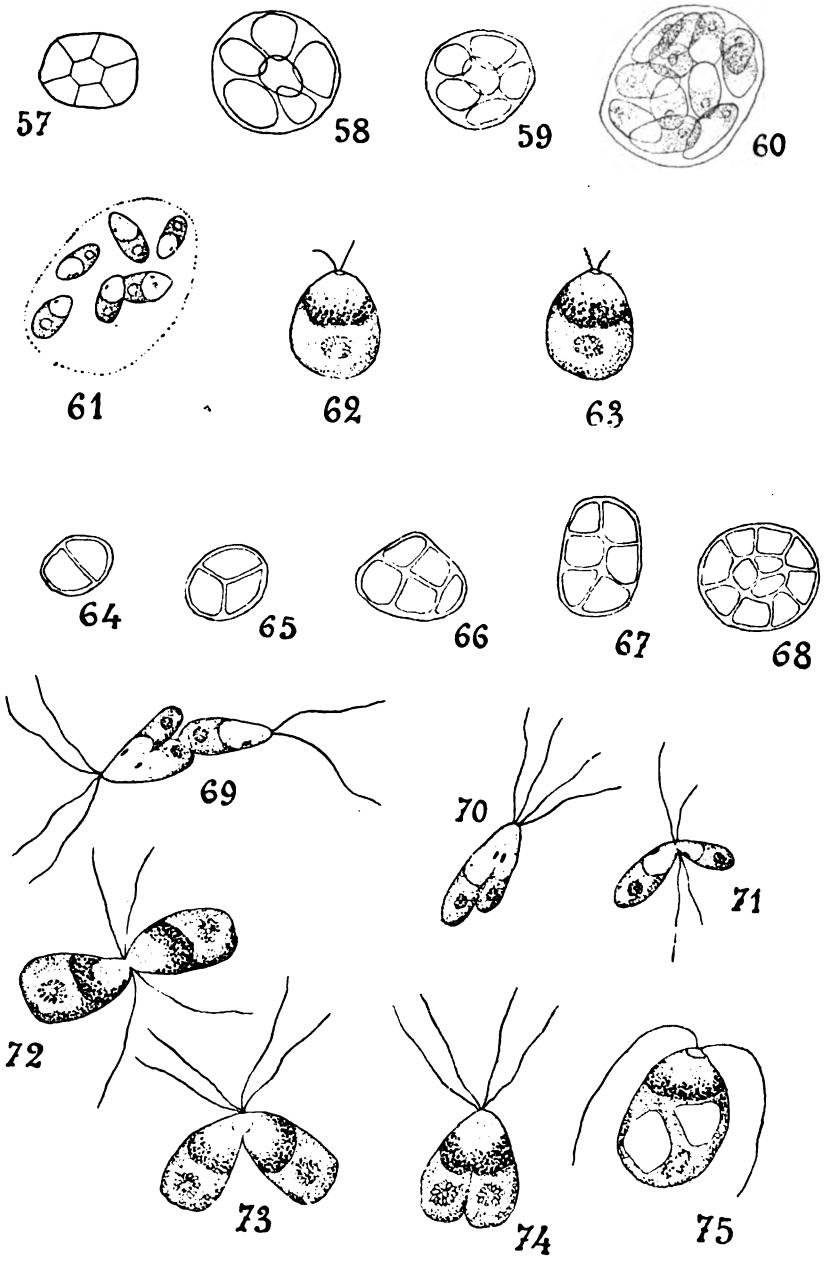


Teodoresco del. *Bertin sc.*

Dunaliella.

Digitized by Google

Digitized by Google

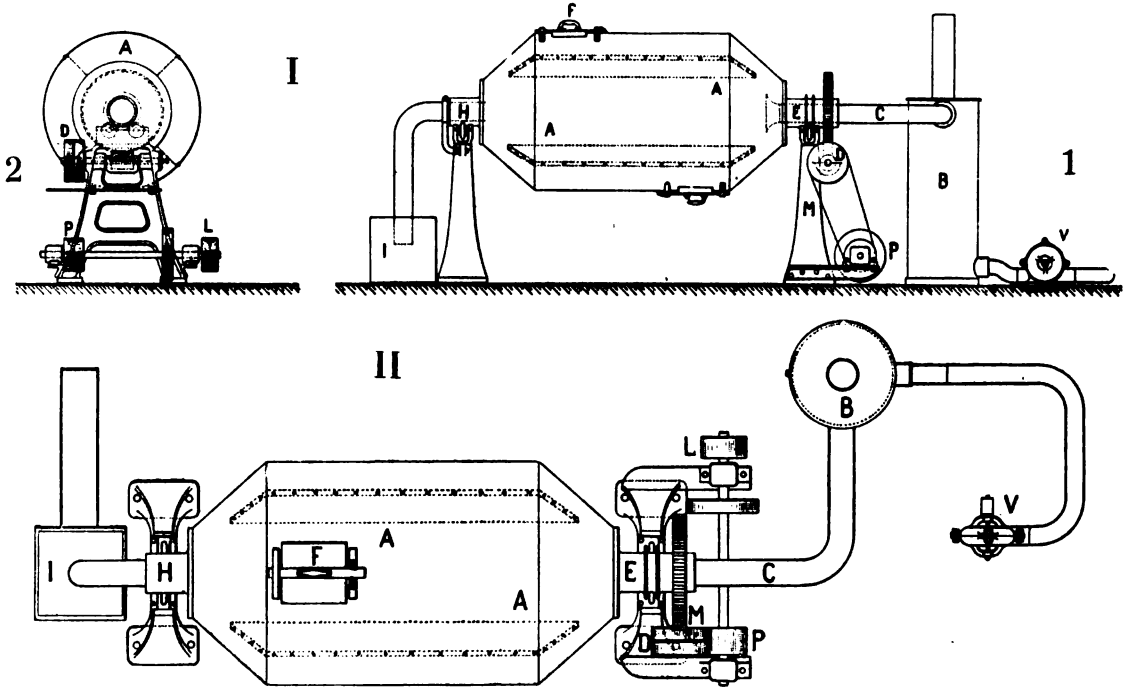


Teodoresco del. *Bertin sc.*

Dunaliella.

Digitized by Google

Digitized by Google

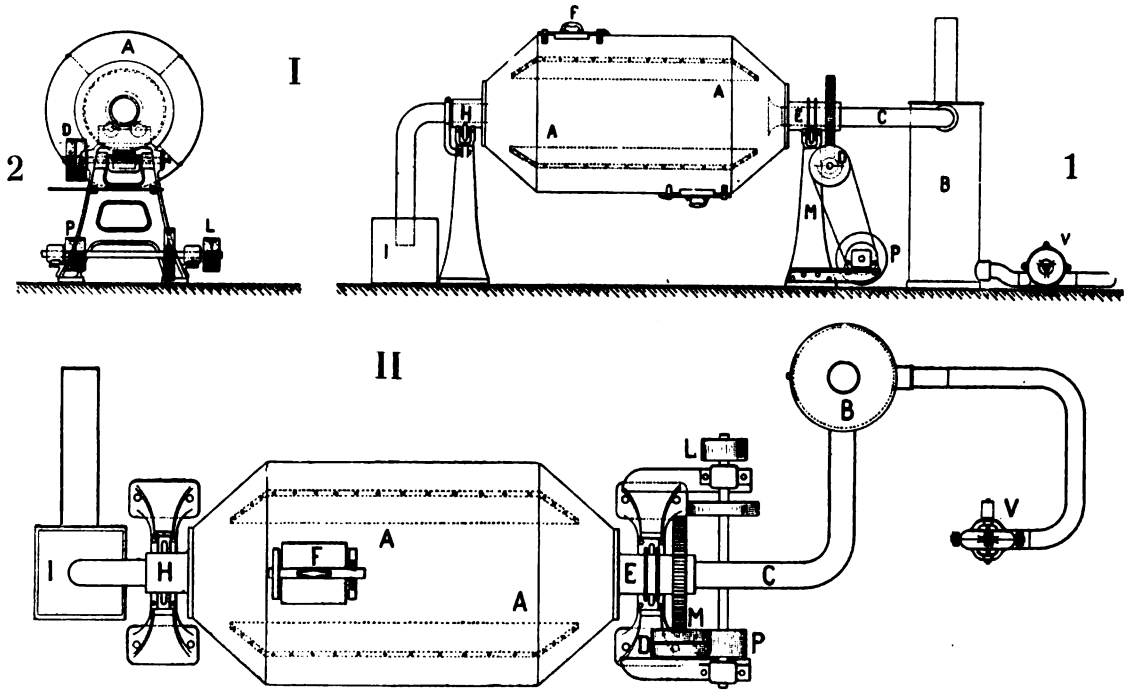


Appareil pour le traitement des grains avariés.

I. Élévation : 1, vue de face; 2, vue de profil. — II. Coupe.

Digitized by Google

Digitized by Google

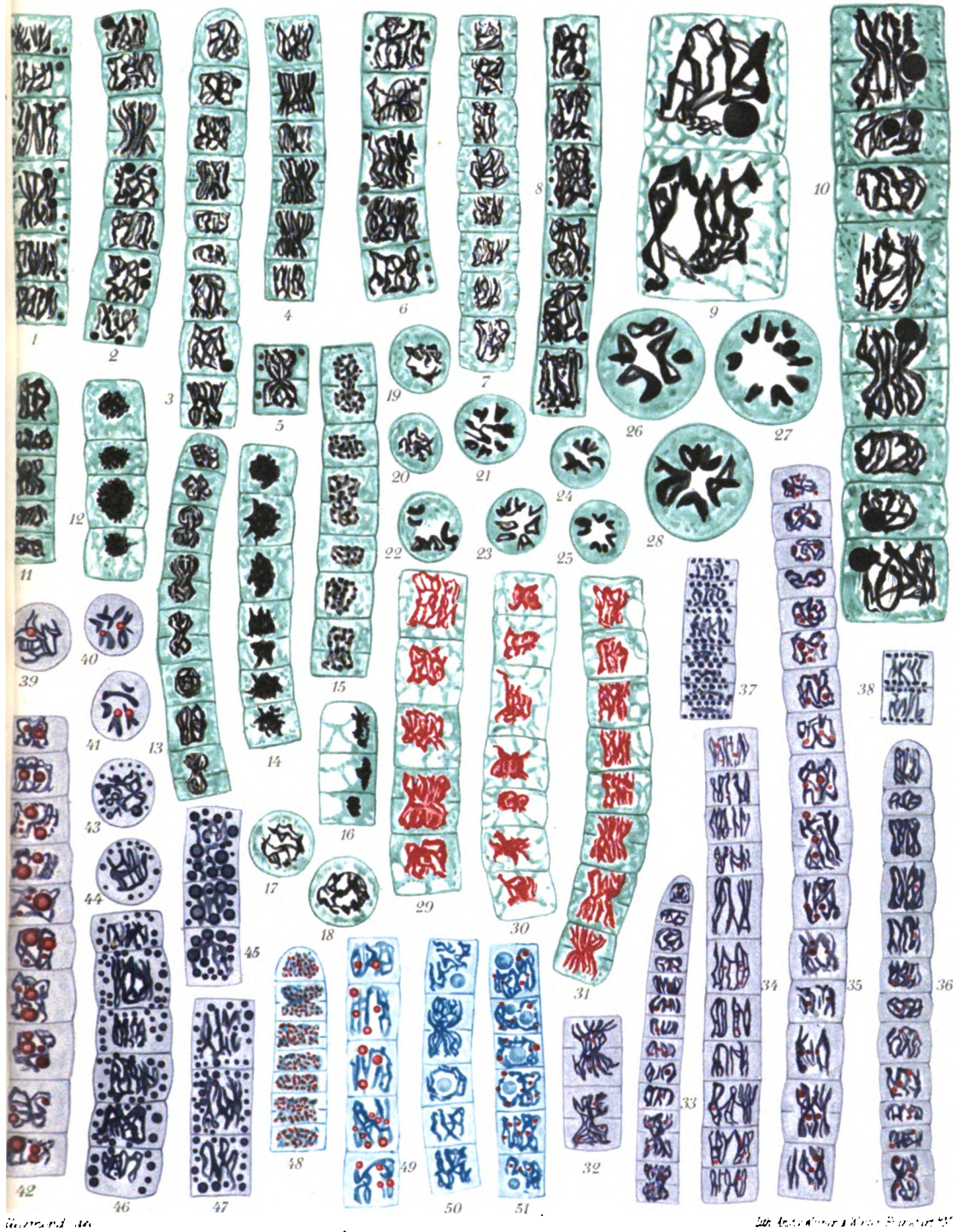


Appareil pour le traitement des grains avariés.

I. Élévation : 1, vue de face ; 2, vue de profil. — II. Coupe.

Digitized by Google

Digitized by Google



Cytologie des Cyanophycées

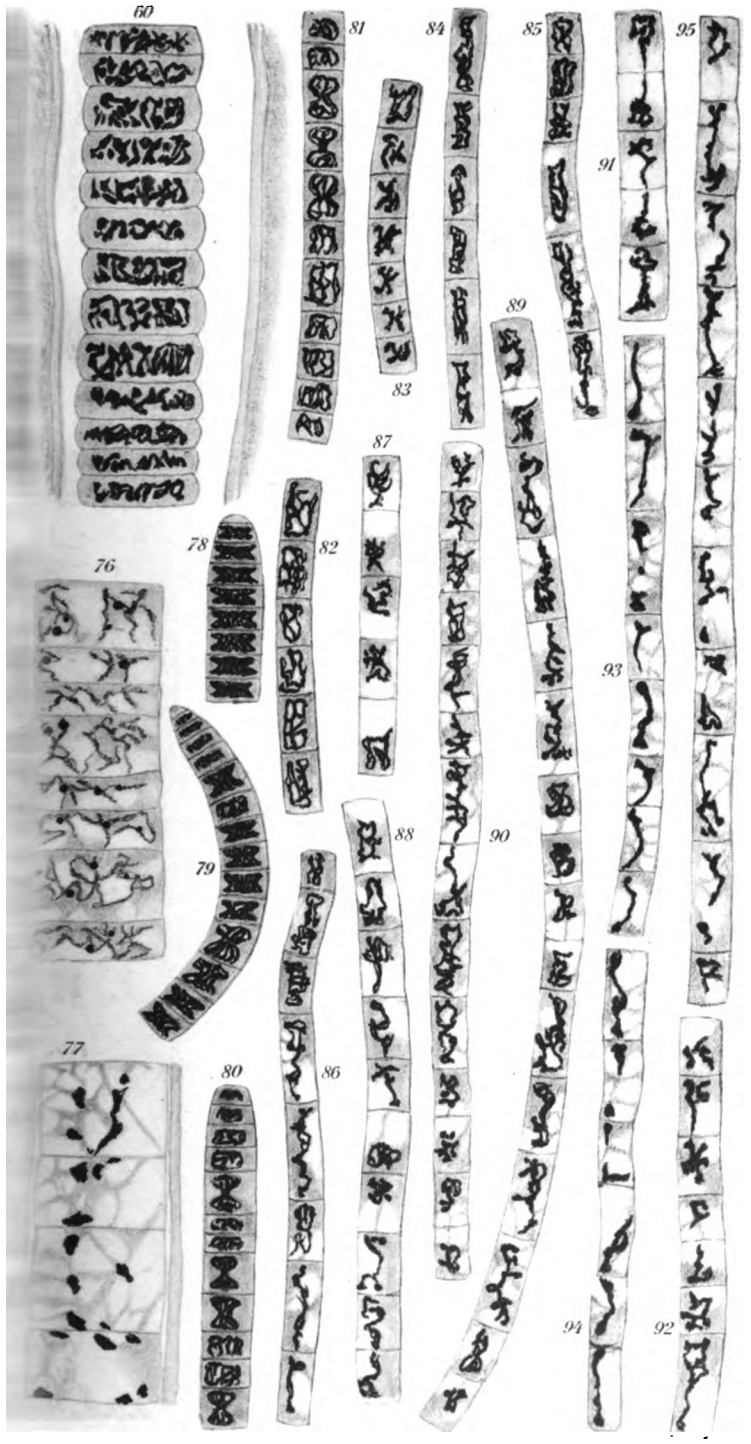
Phormidium tenosum

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google



Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

Cyanophycées

Chroococcustes (56 à 58), *Scytonema cincinnatum* (60 à 77),
Oscillaria (78 à 95)

Digitized by Google

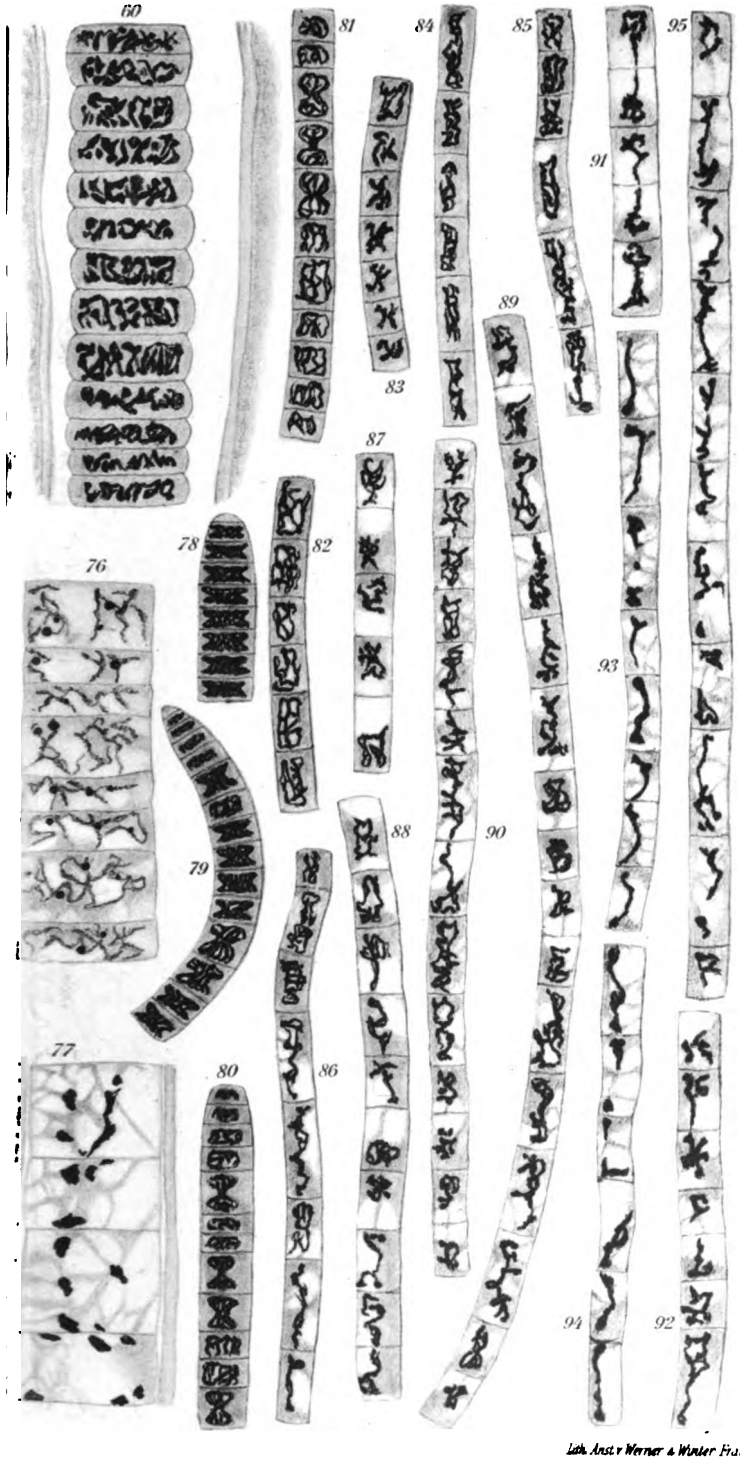
Guilliermond del.

Cytologie des

Calothrix pulvinata (51 à 55). *Microcoleus chthon*

Rivularia bul

Digitized by Google



Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

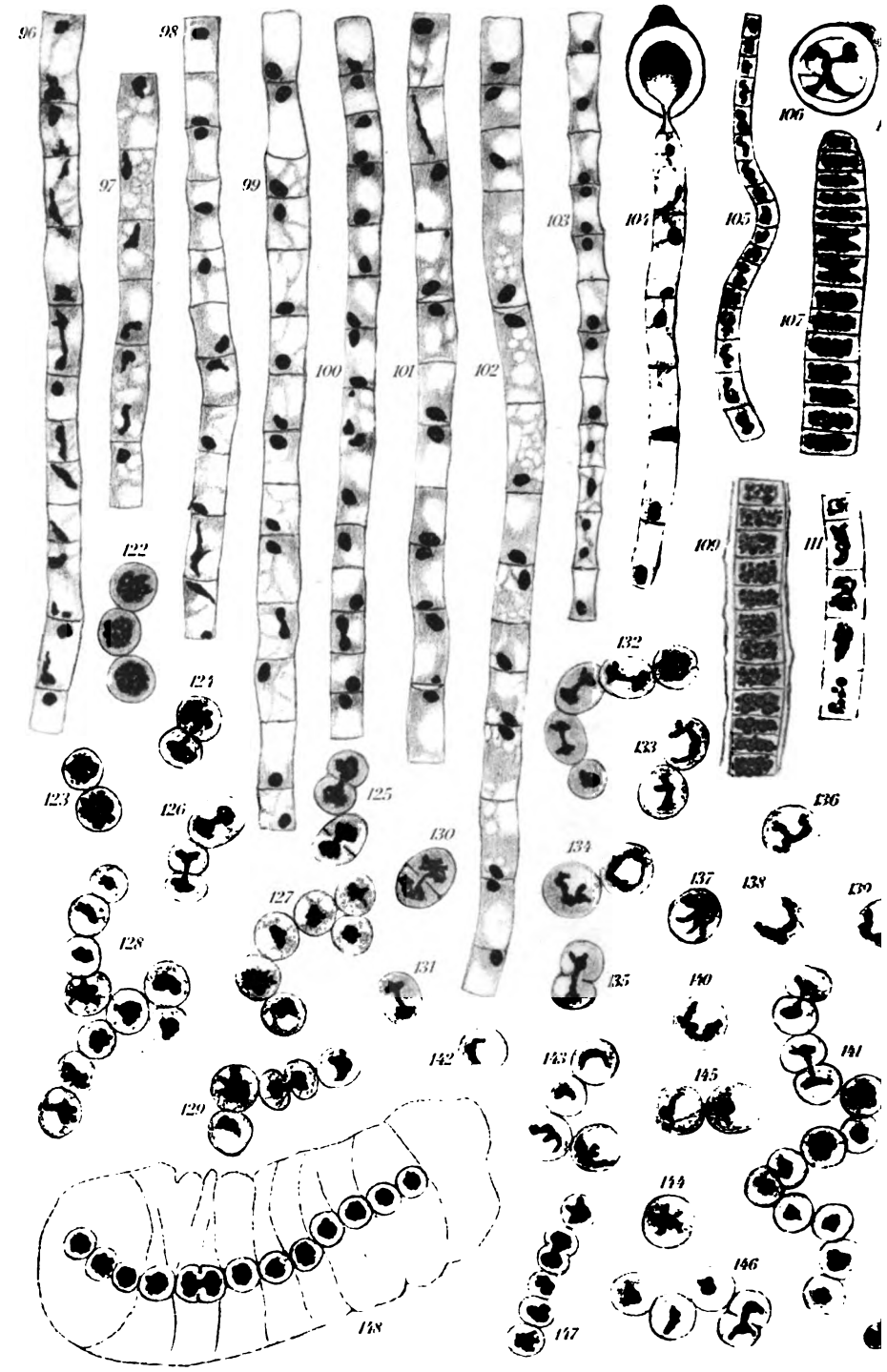
Cyanophycées

ilastes (56 à 58), Scytonema cincinnatum (60 à 77),
ta (78 à 95)

Digitized by Google

Digitized by Google

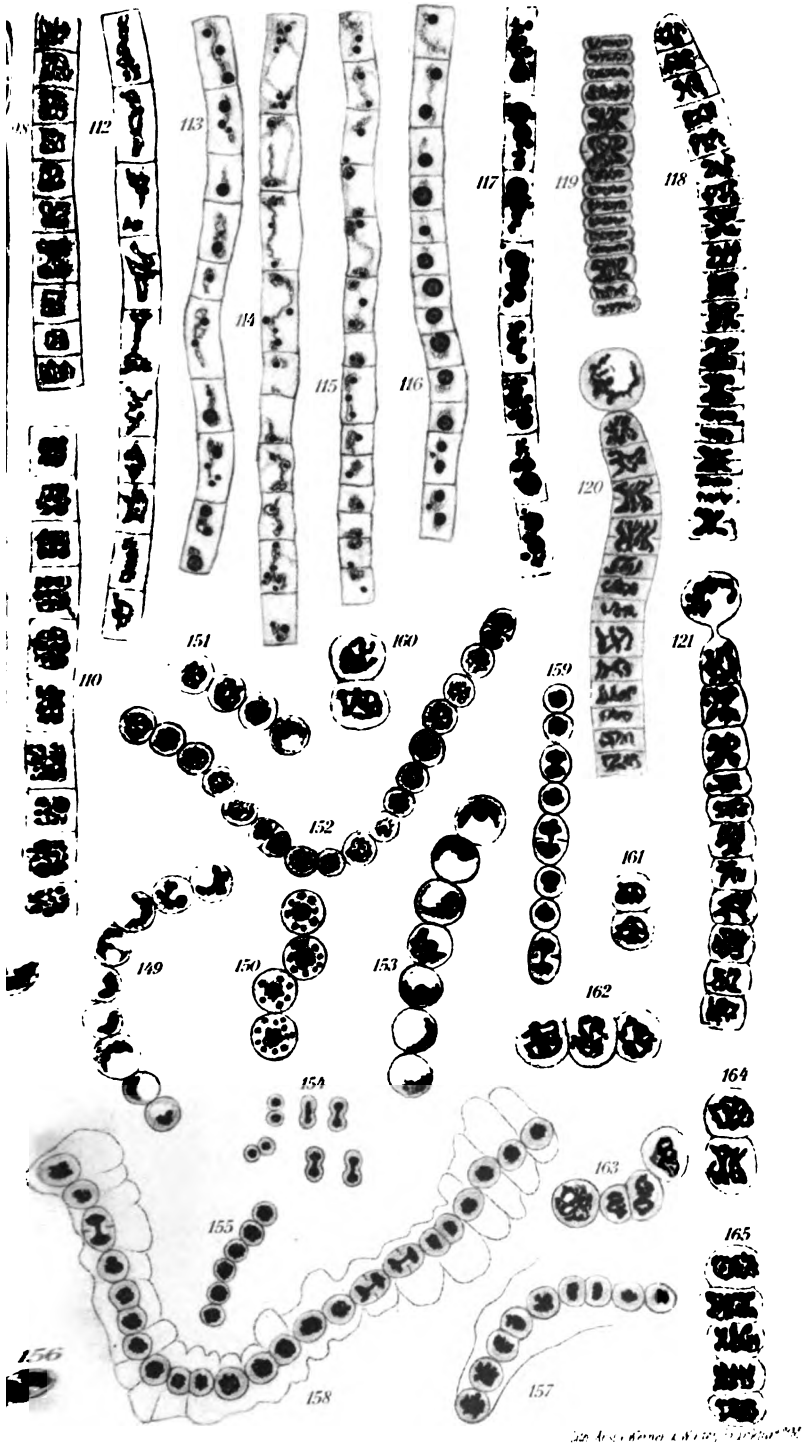
Digitized by Google



Cytologie des Cyan

Rivularia bullata (96 à 107). *Rivularia nitida*

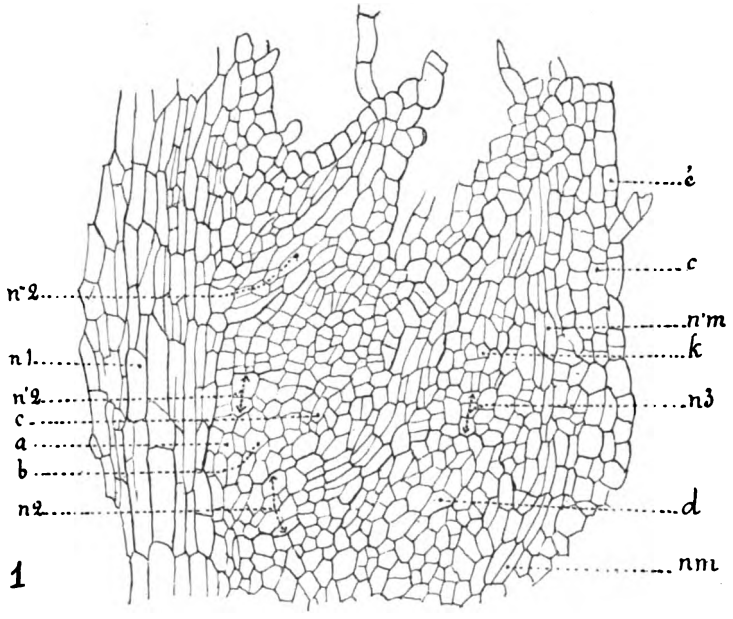
Google

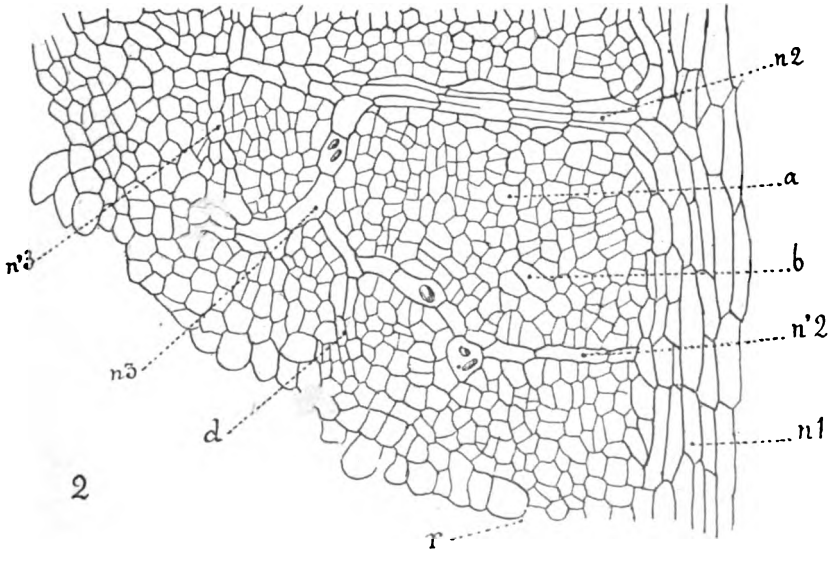


...hycées
... 112 à 121. Nostocs (122 à 165)

Digitized by Google

Digitized by Google





Léon Flot del. *Imp. Le Bigot Frères* *Bertin sc.*

Helianthus laetiflorus

Digitized by Google

RÉCENTES PUBLICATIONS BOTANIQUES

A. K. Cajander : *Beiträge zur Kenntiss der Entwickelung der europaïschen Moore.* Fennia, 1905.

C. Detto : *Ueber direkte Anpassung* (Biologischen Centralblatt, 1905).

R. G. Leavitt : *Translocation of Characters in Plants.* Rhodora, 1905.

J. R. Johnston : *New Plants from the Islands of Margarita and Coche, Venezuela* (American Academy of Arts and Sciences, 1905).

J. M. Coulter and A. Chrysler : *Regeneration in* Zamia. Chicago, 1904.

C. de Candolle : *Observations tératologiques.* Genève, 1905.

— *Sur le calice* de Lundia Damazii *C. DC.* (Bull. de l'Herbier Boissier, 1905).

— *Species nova brasiliensis A L. Demazio betae* (Ibid.).

G. Martinet : *Essais comparatifs de diverses variétés de pommes de terre, de 1901 à 1904* (Annuaire agricole de la Suisse, 1905).

M. Treub : *L'apogamie de l'*Elastostema acuminatum *Brong.* (Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg, 1905).

A. Gallardo : *L'interprétation bipolaire de la division karyocinétique.* Buenos Aires, 1906.

K. Shibata : *Weitere Mitteilung über die Chemotaxis der* Equisetum *Spermatozoiden* (Botanical Magazine, 1905).

W. T. Swingle : *The Date Palm and its utilisation in the Southwestern States.* Washington, 1904.

M. A. Chrysler : *The nodes of Grasses* (Botanical Gazette, 1906).

E. N. Trauseau : *The bogs and bog flora of the Huron river valley* (Ibid.).

M. L. Merriman : *Nuclear division in* Zygnema (Ibid.).

J. F. Breazeale : *Effect of certain solids upon the growth of seedlings in water cultures* (Ibid.).

H. R. Fulton : *Chemotropism of Fungi* (Ibid.)

C. E. Lewis : *The embryology and development of* Riccia lutescens *and* Riccia crystallina (Ibid.).

W. Archychowsky : *Recherches sur des formes naines de* Fucus vesiculosus L. *et considérations sur la question de dégénérescence* (En russe). Saint-Pétersbourg, 1905.

W. Lubimenko : *Sur la formation de la chlorophylle à l'obscurité* (En russe, avec un résumé en français). Saint-Pétersbourg, 1905.

M. Raciborski : *Oxydierende und reduzierende Eigluschaften der lebenden Zelle.* Cracovie, 1905.

— *Uber die obere Grenze des osmotischen Druckes der lebenden Zelle.* Cracovie, 1905.

— *Uber die Farngattung* Allantodia *Wall.* Cracovie, 1905.

— *Einige Chemomorphosen des* Aspergillus niger. Cracovie, 1906.

E. Diettrich-Kalkhoff : *Beiträge zur Pilzflora Tirols* (Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, 1905).

L. Keller : *Beiträge sur Flora von Kärnten, Salzburg und Tirol* (Ibid.).

O. Porsch : *Die Blütenmutationen der Orchideen als Augsgangspunkt ihrer Art-und Gattungs-entstehung* (Ibid.).

J. Lutkemuller : *Zur Kentniss der Gattung* Penium *Bréb.* (Ibid.).

E. Graeffe : *Uber zwei neue* Cynips-*Arten und deren Gallen* (Ibid.).

A. Heimerl : *Beitrag zur Flora des Eisakthales* (Ibid.).

LILLE. — IMPRIMERIE LE BIGOT FRÈRES.

Digitized by Google

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-HUITIÈME

Livraison du 15 Septembre 1906

N° 213

Entered at the New-York Post Office as Second Class matter.

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

1, RUE DANTE, 1

1906

Digitized by Google

LIVRAISON DU 15 OCTOBRE 1906

Pages

I. — SUR L'ARBRE A CHILTÉ RAPPORTÉ DU MEXIQUE PAR M. DIGUET (avec figures dans le texte), par **MM. Costantin et Gallaud** 385

II. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES CYANOPHYCÉES (avec planches et figures dans le texte), par **M. A. Guilliermond** 392

III. — OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES SUR LE GENRE *DUNALIELLA* (avec planches et figures dans le texte), par **M. E. C. Téodoresco** (*fin*) 409

IV. — RECHERCHES SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES ET SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE (avec planches et figures dans le texte), par **M. Léon Flot** (*suite*). 428

PLANCHES CONTENUES DANS CETTE LIVRAISON

Planche 7. — *Dunaliella.*
Planche 9. — *Cytologie des Cyanophycées.*

Cette livraison renferme en outre dix figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement voir à la troisième page de la couverture.

Digitized by Google

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.
22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

PRINCIPAUX COLLABORATEURS

DE LA

Revue générale de Botanique

AUBERT, docteur ès sciences.
BATTANDIER, professeur à l'École de médecine d'Alger.
BÉDÉLIAN, préparateur à Saint-Pétersbourg.
BERNARD, maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Caen.
BOERGESEN, docteur ès sciences de l'Université de Copenhague.
BONNIER (Gaston), membre de l'Académie des Sciences.
BORNET, membre de l'Académie des Sciences.
BOUDIER, président de la Société de Mycologie.
BOUTROUX, professeur à la Faculté des Sciences de Besançon.
BRIQUET, prof. à l'Université de Genève.
BRUNOTTE, chargé de cours à l'École de pharmacie de Nancy.
CHAUVEAUD, directeur-adjoint à l'École des Hautes-Études.
COSTANTIN, professeur au Muséum.
COUPIN, chef de travaux à la Sorbonne.
DAGUILLON, professeur-adjoint à la Sorbonne.
DANIEL, professeur à la Faculté des Sciences de Rennes.
DASSONVILLE, docteur ès sciences.
DEVAUX, professeur-adjoint à l'Université de Bordeaux.
DUBARD, Chargé de cours à la Sorbonne.
DUFOUR, directeur-adjoint du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau.
ERIKSSON (Jakob), professeur à l'Académie royale d'Agriculture de Suède.
FINET, préparateur au Muséum.
FLAHAULT, professeur à l'Université de Montpellier.
FLOT, docteur ès sciences.
FOCKEU, profes. à l'Université de Lille.

Digitized by Google

FRIEDEL (Jean), docteur ès sciences.

GAIN, professeur-adjoint à l'Université de Nancy.

GALLAUD, docteur ès sciences.

GIARD, membre de l'Académie des Sciences.

GOLDBERG, docteur ès sciences de l'Université de Varsovie.

GOLDFLUS (Mlle), docteur ès-sciences.

GRÉLOT, professeur à l'École supérieure de pharmacie de Nancy.

GRIFFON, professeur à l'École supérieure d'Agriculture de Grignon.

GUIGNARD, membre de l'Académie des Sciences.

GUILLIERMOND, docteur ès sciences.

HECKEL, prof. à l'Université de Marseille.

HENRY, prof. à l'École forestière de Nancy.

HÉRISSEY, chef de travaux à l'École supérieure de Pharmacie de Paris.

HERVIER (l'abbé Joseph).

HICKEL, inspecteur des forêts.

HOCHREUTINER, docteur ès sciences de l'Université de Genève.

HOUARD, préparateur à la Sorbonne.

HOULBERT, docteur ès sciences.

HUE (l'abbé), lauréat de l'Institut.

HY (l'abbé), professeur à la Faculté catholique d'Angers

JACCARD, professeur à l'Université de Lausanne.

JACOB DE CORDEMOY (H.), chargé de cours à l'Université de Marseille.

JANCZEWSKI (de), professeur à l'Université de Cracovie.

JONKMAN, de l'Université d'Utrecht.

JUMELLE, professeur à la Faculté des Sciences de Marseille.

KOLDERUP-ROSENVINGE, docteur ès sciences, de l'Université de Copenhague.

KOVESSI, inspecteur de la viticulture de Hongrie.

LAGERHEIM (de), prof. à l'Université de Quito.

LAURENT, professeur à l'École de médecine de Reims.

LECLERC DU SABLON, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.

LÉGER, docteur ès sciences.

LESAGE, maître de Conférences à l'Université de Rennes.

LOTHELIER, docteur ès sciences.

LUBIMENKO, assistant à l'Université de Saint-Petersbourg.

LUND, de l'Université de Copenhague.

MACMILIAN (Conway), professeur à l'Université de Minnesota.

MAGNIN, prof. à l'Univers. de Besançon.

MAIGE, professeur à l'École supérieure des Sciences d'Alger.

MASCLEF, conservateur des collections botaniques de la Sorbonne.

MATRUCHOT, prof.-adjoint à la Sorbonne.

MER, directeur de la Station forestière de l'Est.

MESNARD, professeur à l'École de médecine de Rouen.

MIRANDE, maître de Conférences à l'Université de Montpellier.

MOLLIARD, Chargé de cours à la Sorbonne.

MORKOWINE, docteur ès sciences, Marbourg.

PALLADINE, prof. à l'Université de Saint-Pétersbourg.

PAULSEN (Ove), docteur ès sciences de l'Université de Copenhague.

POSTERNAK, docteur ès sciences de l'Université de Zurich.

POULSEN, docteur ès sciences de l'Université de Copenhague.

PRILLIEUX, membre de l'Académie des Sciences.

PRUNET, prof. à l'Université de Toulouse.

RABOT (Charles), explorateur.

RAY, maître de conférences à l'Université de Lyon.

RICHTER (André), assistant à l'Université de Saint-Pétersbourg.

RICÔME, maître de Conférences à l'Université de Lille.

RUSSELL (William), docteur ès sciences.

SABLINE, de l'Université de Saint-Pétersbourg.

SEIGNETTE, docteur ès sciences.

SMIRNOFF, de l'Université de St-Pétersbourg.

TÉODORESCO, docteur ès sciences.

THOUVENIN, professeur à l'École de médecine de Besançon

TRABUT, prof. à l'École de médec. d'Alger.

VALLOT (J.), directeur de l'Observatoire du Mont-Blanc.

VAN TIEGHEM, membre de l'Académie des Sciences

VIALA, prof. à l'Institut agronomique.

VRIES (Hugo de), professeur à l'Université d'Amsterdam.

VUILLEMIN, professeur à la Faculté de médecine de Nancy.

WARMING, prof à l'Univ. de Copenhague.

ZEILLER, membre de l'Académie des Sciences.

Lille. — Imp. LE BIGOT frères.

Digitized by Google

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-HUITIÈME

Livraison du 15 Novembre 1906

N° 215

Entered at the New-York Post Office as Second Class matter.

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

1, RUE DANTE, 1

1906

Digitized by Google

LIVRAISON DU 15 NOVEMBRE 1906

Pages

I. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA RESPIRATION DES BACTÉRIACÉES, par **M. P. Gauchery** . . 433

II. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES CYANOPHYCÉES (avec planches et figures dans le texte), par **M. A. Guilliermond** *(fin)* 447

III. — RECHERCHES SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES ET SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE (avec planches et figures dans le texte), par **M. Léon Flot** *(suite)*. 466

IV. — REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE, parus de 1897 à 1902 (avec figures dans le texte), par **M. H. Ricôme** *(suite)*. 472

PLANCHES CONTENUES DANS CETTE LIVRAISON

Planches 10-11. — *Cytologie des Cyanophycées.*
Planches 12-13. — *Cytologie des Cyanophycées.*

Cette livraison renferme en outre sept figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement, voir à la troisième page de la couverture.

Digitized by Google

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.
22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 2, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

RÉCENTES PUBLICATIONS BOTANIQUES

K. Loitlesberger : *Zur Moosflora der österreichischen Küstenländer* (Verhandl. der zoolog.-botan. Gesellsch. Wien, 1905).

E. Bauer : *Laub-und Lebermoose von Porto Alegre* (Ibid).

P. Strasser : *Dritter Nachtrag zur Pilzflora des Sonntagberges* (N.-Ö) (Ibid.).

A. B. Plowman : *The Comparative Anatomy and Phylogeny of the Cyperaceae* (Annals of Botany, 1906).

H. Blackman and miss Fraser : *Further Studies on the Sexuality of the* Uredineae (Ibid.).

H. R. Buller : *The Enzymes of* Polyporus squamosus (Ibid.).

R. H. Pond : *The Incapacity of the Date Endosperm for Selfdigestion* (Ibid.).

A. J. Ewart : *The Influence of Correlation upon the Size of Leaves* (Ibid.).

H. B. Humphrey : *The Development of* Fossombronia longiseta (Ibid.).

Wilfarth, Römer und Wimmer : *Über die Nahrstoffaufnahme der Pflanzen in verschiedenen Zeiten ihres Wachstums*. Berlin, 1905.

N. Moisescu : *Kleine Mitteilung über die Anwendung des horizontalen Mikroskopes zur Bestimmung der Reaktionszeit*. Berlin, 1905.

— *Untersuchungen über den Autotropismus der Keimwurzeln*. Leipzig. 1906.

Boulay de Lesdain : *Lichens des environs de Versailles*. Paris, 1905.

E. Janczewski : *Species generis* Ribes *L. II. Subgenera* Ribesia *et* Coreosoma. Cracovie, 1906.

M. A. Chrysler : *Reforestation at Woods Hole, Massachusetts* (Rhodora, 1905).

Digitized by Google

A. Flenkin : *Die Symbiose als abstracte Auffassung des beweglichen Gleichgewichts der Symbioten* (En russe, avec un résumé en allemand) (Bulletin du jardin impérial botanique de Saint-Pétersbourg, 1906).

Issatchenko : *Sur les conditions de la formation de la chlorophylle* (En russe, avec un résumé en français). (Ibid.).

Mme Olga Fedschenko : Jurinea Korolkovi *Rgl. et Schmalh.* (En russe, avec un résumé en français) (Ibid.).

P. Ssuzew : *Sur le merisier à grappes à fleurs roses* (En russe, avec un résumé en français (Ibid.).

F. Cavara : *Risultati di una serie di recerche criocopiche sui vegetali* (Cont. Biol. vég., Vol. IV).

— *Influenza del coperto di neve sullo sviluppo della* Scilla bifolia *alle Madonie* (Nuovo Giornale botanico italiano, 1905).

— « *Gussonea* ». *Giardino alpino sull' Etna* (Ibid.).

Lord Avebury : *Notes on The Life History of British Flowering Plants*. Londres. Macmillan, 1905.

G. Lo Priore : *Note sulla Biologia delle Amarantacee*. Palerme, 1905.

M. Mirande : *Recherches sur le développement et l'anatomie des Cassythacées* (Ann. des sc. nat., Botanique, 1905).

J. Costantin et I. Gallaud : *Nouveau groupe du genre* Euphorbia *habitant Madagascar* (Ibid.).

L. Geneau de Lamarlière : *Sur les mycocécidies des Gymnosporangium* (Ibid).

J. Beauverie et L. Faucheron : *Atlas colorié de la Flore alpine* (J.-B. Billière et fils. Paris, 1906).

J. Brzezinski : *Myxomonas Betae*, Parasite des Betteraves (Bull. Acad. Sc. Cracovie, 1906).

H. de Vries : *Die Svalöfer Methode zur Veredelung landwirtschaftlicher Kulturgewächse und ihre Bedeutung für die Selektions theorie* (Archiv. für Rassen- und Gesellschafts-Biologie. Berlin, Mai 1906).

T. Husnot : *Cypéracées*. Descriptions et figures des Cypéracées de France, Suisse et Belgique. (Husnot, à Cahan par Athis, Orne).

C. L. Gatin : *Recherches anatomiques et chimiques sur la germination des Palmiers* (Ann. Sc. nat. Bot., 1906).

Mlle Maria Maltaux et J. Massart : *Sur les excitants de la division cellulaire* (Recueil Instit. Bot. Errera, 1906).

R. Beer : *On the development of the Spores of Riccia glauca* (Ann. of Bot., Juillet 1906).

T. Krasnosselsky : *Bildung der Atmungsenzyma in verletzten Zwiebeln von* Allium Cepa (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch, 1906).

Shigeo Yamanouchi : *The Life History of* Polysiphonia violacea (Bot. Gaz., Juin 1906).

Ellis, David : *The Life history of* Bacillus hirtus (Ann. of Bot., Juillet 1906).

Arber, E.-A. Newell : *On the past History of the Ferns* (Ann. of Bot., Juillet 1906).

R. Viguier : *Recherches anatomiques sur la Classification des Araliacées* (Ann. Sc. nat. Bot., 1906).

H. F. Weiss : *The structure and Development of the bark in the Sassafras* (Bot. Gaz., Juin 1906).

Ph. Van Tieghem : *Remarques sur la fleur femelle des Charmes, des Aunes et des Paeoniers.*

— *Sur la dissymétrie des feuilles distiques* (Ann. Sc. Nat. Bot., 1906).

A. Daupheiné : *Recherches sur les variations de la structure des rhizomes* (Ann. Sc. nat. Bot., 1906).

E. Stahl : *Laubfarbe und Himmelslicht* (Naturw. Wochensch., 1906).

Lille. — Imp. LE BIGOT frères.

Digitized by Google

REVUE GÉNÉRALE

DE

BOTANIQUE

DIRIGÉE PAR

M. Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

TOME DIX-HUITIÈME

Livraison du 15 Décembre 1906

N° 216

Entered at the New-York Post Office as Second Class matter.

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

1, RUE DANTE. 1

1906

AVIS. — Ce numéro renferme la couverture du volume de 1906.

Pour ne pas éprouver de retard dans l'envoi de la *Revue*, on est prié de vouloir bien renouveler son abonnement pour 1907 en envoyant la somme de 20 francs (22 fr. 50 pour l'étranger) à M. l'Administrateur de la *Librairie générale de l'Enseignement*, 1, rue Dante, Paris (5e). Dans le cas contraire, l'Editeur fera présenter une quittance par la poste, le 15 Janvier 1907.

Digitized by Google

LIVRAISON DU 15 DÉCEMBRE 1906

Pages

I. — NOUVELLE CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CHIMIQUE DE LA GERMINATION DU *BORASSUS FLABELLIFORMIS*, par **M. C.-L. Gatin** 481

II. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA RESPIRATION DES BACTÉRIACÉES (avec figures dans le texte), par **M. P. Gauchery** *(fin)* 484

III. — RECHERCHES SUR LA NAISSANCE DES FEUILLES ET SUR L'ORIGINE FOLIAIRE DE LA TIGE (avec planches et figures dans le texte), par **M. Léon Flot** *(suite)*. 499

IV. — REVUE DES TRAVAUX D'ANATOMIE, parus de 1897 à 1902 (avec figures dans le texte), par **M. H. Ricôme** *(suite)*. 509

V. — TABLES DU VOLUME DE 1906 519

PLANCHE CONTENUE DANS CETTE LIVRAISON

Planche 14. — *Helianthus laetiflorus*.

Cette livraison renferme en outre dix figures dans le texte.

Pour le mode de publication et les conditions d'abonnement, voir à la troisième page de la couverture.

Digitized by Google

MODE DE PUBLICATION & CONDITIONS D'ABONNEMENT

La **Revue générale de Botanique** paraît le 15 de chaque mois et chaque livraison est composée de 32 à 48 pages avec planches et figures dans le texte.

Le prix annuel (payable d'avance) est de :

20 fr. pour Paris, les Départements et l'Algérie.
22 fr. 50 pour l'Étranger.

Aucune livraison n'est vendue séparément.

Adresser les demandes d'abonnements, mandats, etc., à M. l'Administrateur de la LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 1, rue Dante, à Paris.

Adresser tout ce qui concerne la rédaction à M. Gaston BONNIER, professeur à la Sorbonne, 15, rue de l'Estrapade, Paris.

Il sera rendu compte dans les revues spéciales *des ouvrages, mémoires ou notes dont un exemplaire aura été adressé au Directeur de la Revue générale de Botanique. De plus l'ouvrage envoyé sera annoncé immédiatement sur la couverture.*

Les auteurs des travaux insérés dans la *Revue générale de Botanique* ont droit gratuitement à vingt-cinq exemplaires en tirage à part.

RÉCENTES PUBLICATIONS BOTANIQUES

ARESCHOUG : *Ueber die Bedeutung des Palisadenparenchyms für die Transpiration der Blätter* (Flora, 1906).

A. J. EWART : *The Ascent of Water in Trees* (Philosoph. Trans. royal Society London, 1905).

W. LUBIMENKO : *Variations de l'assimilation chlorophyllienne avec la lumière et la température* (Compt.-Rend. Acad. Sc., 22 octobre 1906).

LE RENARD : *De l'action des sels de cuivre sur la germination du* Penicillium (Compt.-Rend. Acad. Sciences, 22 octobre 1906).

R. LIESEGANG : *Ueber das Erfrieren der Pflanzen* (Flora, 1906).

L. MONTEMARTINI : *La Fissazione dell' Azoto atmosferico durante la decomposizione delle Foglie Cadute dagli Alberi* (Le Stazioni Sperimentali Agrarie italiane, 1905).

W. PALLADIN et S. KOSTYTSCHEW : *Anaerobe Atmung, Alkoholgärung und Acetonbildung bei den Samenpflanzen* (Hoppe-Seyler's Zeitsch. für phys. Chemie, 1906.

W. PALLADINE : *Bildung der verschiedenen Atmungsenzyme in Abhängigkeit von dem Entwicklungsstadium der Pflanzen* (Ber. der deutsch. Bot. Gesellsch., 1906).

W. RUSSEL : *Sur le rôle des glucosides chez les végétaux* (Assoc. franc. avanc. Sc. Congrès, Cherbourg, 1905).

SEVERIN et Helene KRZEMIENIEWSKI : *Zur Biologie der Stickstoffbindenden Mikroorganismen* (Bull. Acad. Sc. Cracovie, 1906).

Digitized by Google

George F. Atkinson : *The Development of* Agaricus campestris (Bot. Gaz., octobre 1906).

Van Bambeke : *Aperçu historique sur les espèces du g.* Scleroderma *de la flore belge, et considérations sur la détermination de ces espèces* (Bull. Soc. Bot. belge, 1906).

J. Beauverie et A. Guilliermond : *Note préliminaire sur les globoïdes et certaines granulations des graines, ressemblant par quelques-unes de leurs propriétés aux corpuscules métachromatiques* (Compt.-Rend., 9 avril 1906).

F. Blakeslee : *Zygospores and sexual Strains in the Common Bread Mould,* Rhizopus nigricans (Science, 1906).

— *Differentiation of Sex. in Thallus Gametophyte and Sporophyte* (Bot. Gaz., septembre 1906).

P. A. Dangeard : *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (suite) (Le Botaniste, 1906).

G. Delacroix : *Recherches sur quelques maladies du tabac en France* (Ann. Inst. Agronomique, 1906.

Ch. Douin : *Muscinées d'Eure-et-Loir* (avec 3 sp. nov. décrites et figurées, 7 planches et 85 figures) précédées d'un aperçu sur la *Géologie du département* (Cherbourg, Imprimerie Le Maout).

A. Fleroff : *Die Bedingungen der Pigmentbildung den Pilzen* (en russe avec résumé allemand) (Bull. jard., Imp. Bot. St-Pétersbourg, 1906).

A. Guilliermond : *Contribution à l'étude cytologique des Bactéries* (Compt.-Rend., 5 juin 1906).

B. Nemec : *Die Wachstumsrichtungen einiger Lebermoose* (Flora, 1906).

René Maire : *Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes* (Annales Mycologici, 1905).

— *Remarques sur quelques Erysiphacées* (Bull. mensuel Société Sciences de Nancy, série III, tome IV, fasc. II).

Tanner-Fullmann : *Sur un nouvel organisme du Plancton du Schœnenbodensee* (Bull. Herb. Boissier, 1905).

P. Viala et P. Pacottet : *Levures et Kystes des* Glœosporium (Ann. Inst. Agron., 1906).

K. Yendo : *A revised list of* Corallinæ (Journ. Coll. Science. Imp. Univers., Tokyo, 1905).

M. C. Stopes et K. Fujii : *The nutritive Relations of the Surrounding Tissues to the Archegonia in Gymnosperms* (Beihefte Bot. Cent., 1906).

L. Blaringhem : *La Notion d'Espèce. Application aux progrès de l'agriculture et de l'industrie des notions nouvelles de l'espèce* (Revue des Idées, mai 1905).

L. Ducamp : *Une nouvelle plante nourrice* (Fatsia japonica) *pour l'Orobanche Hederæ* (Assoc. Avanc. Sc. Congrès, Cherbourg, 1905).

S. Ikeno : *Zur Frage nach der Homologie der Blepharoblasten* (Flora, 1906).

P. Lachmann : *Observations phénologiques au jardin alpin de Chamrousse* (Assoc. franç. Avanc. Sc. Cong., Cherbourg, 1905).

Leclerc du Sablon : *Sur la reproduction du Figuier* (Compt.-Rend. Acad. Sc., 12 novembre 1906).

M. Mirande : *Sur un cas de formation d'anthocyanine sous l'influence d'une morsure d'insecte* (Eurrhipara urticata L.) (Compt.-Rend., 10 septembre 1906).

J. Palibin : *Résultats botaniques du voyage à l'Océan Glacial sur le bateau brise-glace « Ermak » pendant l'été de l'année 1901* (en russe avec résumé français (Bull. jard. Imp. Bot. St-Pétersbourg, 1906).

J. G. Peirce : *Studies of Irritability in Plants* (Ann. of Bot., 1906).

Lille. — Imp. LE BIGOT frères.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google